

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

pour
l'obtention du titre de Docteur de l'Université de Paris
(mention Sciences)

par
Monique de SCHEEMAER-LOUIS

**1^{ère} Thèse : VARIATION GÉNÉTIQUE
ESTIMÉE D'APRÈS LA RÉPONSE DU
NOMBRE D'OVARIOLES A LA SÉLECTION,
DANS DEUX POPULATIONS
EXPÉRIMENTALES DE *DROSOPHILA
MELANOGASTER* Meigen**

**2^{ème} Thèse : PROPOSITIONS DONNÉES
PAR LA FACULTÉ**

Soutenues devant la Commission d'examen le: 27 juin 1969

JURY

Président : M. G. TEISSIER

Examineurs : MM. C. BOCQUET - J. BERGERARD



VARIATION GÉNÉTIQUE ESTIMÉE D'APRÈS LA RÉPONSE DU NOMBRE D'OVARIOLES À LA SÉLECTION, DANS DEUX POPULATIONS EXPÉRIMENTALES DE *DROSOPHILA* *MELANOGASTER MEIGEN*

PAR

Monique de SCHEEMAEKER-LOUIS

(Laboratoire de Génétique Évolutive et de Biométrie du Centre National
de la Recherche Scientifique)

(Groupe des Laboratoires du C.N.R.S. Gif-sur-Yvette, France)

PREMIÈRE PARTIE

Réponse à la sélection en l'absence de concurrence larvaire

SOMMAIRE

INTRODUCTION	496
MATÉRIEL ET MÉTHODES	500
A. Généralités sur l'entretien des souches et des populations de <i>Drosophiles</i>	500
1. Milieux d'élevages	500
2. Élevages en bouteilles	501
3. Populations: démarrage-entretien	502
B. Méthodes expérimentales et statistiques	506
1. Techniques expérimentales	506
a) Technique de sélection	506
b) Dissection de l'ovaire	507
2. Méthodes statistiques	508
a) Coefficient de corrélation	510
b) Héritabilité	511
c) Remarques	512
ORIGINE ET ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DES POPULATIONS UTILISÉES DANS LE PRÉSENT TRAVAIL	
A. Origine de la population MST1 et premières observations relatives à cette population	514
B. Origine de la population MST2 et premières observations relatives à cette population	515
C. Comparaison de l'évolution des populations MST1 et MST2	517
EXPÉRIENCES PORTANT SUR LA POPULATION MST1	
A. Première étude de la population expérimentale MST1	518
1. Sélections simples	518
a) Population témoin MST1	518
b) Sélection montante M1A à partir de MST1	520
c) Sélection descendante D1A à partir de MST1	523

2. Résultats complémentaires concernant les premières expériences de sélections sur MST1	526
a) Évolution de la lignée descendante suivie sans sélection à partir de la F21; lignée D1S	526
b) Sélection descendante à partir de la F21 de la lignée montante: lignée M1D	528
c) Évolution de la lignée montante suivie sans sélection à partir de la F21; lignée M1S	530
d) Croisements entre la lignée montante et la lignée descendante	532
e) Évolution de la lignée descendante mise en démomètre: population MST11	535
f) Nouveaux essais de sélections à partir des lignées M1A et D1A élevées en bouteilles après la F35: lignées M1Ab et D1Ab	537
<i>Conclusions des premières expériences portant sur la population MST1</i>	539
B. Résultats d'autres essais de sélections sur la population MST1	542
1. Deuxième expérience de sélections sur MST1	544
a) Population témoin	544
b) Sélection montante: lignée M1A'	544
c) Sélection descendante: lignée D1A'	545
2. Troisième expérience de sélections sur MST1	546
a) Population témoin	546
b) Sélection montante: lignée M1B	549
c) Sélection descendante: lignée D1B	551
<i>Comparaison des trois expériences de sélections effectuées sur la population MST1</i>	552
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	554
BIBLIOGRAPHIE	557

RÉSUMÉ. — *Des expériences de sélections ont été entreprises en vue d'interpréter les différences portant sur le nombre d'ovarioles entre deux populations soumises à des conditions de milieu différentes. Les résultats conduisent à supposer que l'absence de concurrence dans laquelle est entretenue l'une de ces populations, en supprimant l'avantage sélectif des mouches possédant un nombre élevé d'ovarioles, entraîne une augmentation progressive des allèles conditionnant un faible nombre d'ovarioles; l'absence de sélection naturelle permettrait, dans cette population, la fixation d'un nombre sensiblement égal d'allèles exerçant un effet majorant ou minorant sur ce caractère.*

INTRODUCTION

C'est à la suite d'un travail montrant que les œufs de souches françaises et japonaises de *Drosophila melanogaster* différaient par leur taille, réalisé par OKSENGORN (1954) au Laboratoire de Génétique Évolutive et de Biométrie de Gif-sur-Yvette sous la direction du professeur TEISSIER, que ce dernier, pressentant

l'existence d'une corrélation entre la taille des œufs et le nombre d'ovarioles, orienta toute une série de recherches sur ce caractère « nombre d'ovarioles ».

BÉNATAR constata en 1955 que les *Drosophiles* d'origine japonaise différaient toutes très sensiblement des *Drosophiles* d'origine française par un nombre moindre d'ovarioles.

Des recherches ultérieures révélèrent d'ailleurs l'existence de nombreuses autres différences quantitatives entre les souches comparées. Faisant la synthèse des résultats biométriques accumulés sur ce sujet, TEISSIER (1957, 1958) reprit l'étude des caractères différentiels (dimension des œufs, nombre d'ovarioles, résistance au DDT, taille de l'aile, rapport du poids moyen des femelles au poids moyen des mâles) et montra que la construction d'une fonction discriminante combinait de façon appropriée les résultats des diverses mesures, permettant de « distinguer et de classer sans erreur près des neuf dixièmes des souches étudiées ».

Entre toutes les grandeurs caractérisant une population ou un groupe de populations et différant d'une population à l'autre, le nombre d'ovarioles apparut très vite comme le meilleur facteur discriminant.

Les dénombrements d'ovarioles, commencés par BÉNATAR sur 12 souches japonaises et 20 souches françaises, ont ensuite été étendus par MÉLOU (1961) à 31 souches japonaises et 31 souches françaises. MÉLOU a montré, en outre, que le nombre d'ovarioles de ces différentes souches élevées en bouteilles restait généralement stable et que, malgré les différences du nombre d'ovarioles qui peuvent être notées entre populations d'une même grande région, les moyennes de ces nombres pouvaient être tenues pour caractéristiques de la région considérée: il confirmait ainsi l'existence de deux races française et nipponne de *Drosophila melanogaster*.

Les conclusions de F.W. ROBERTSON (1957) qui estimait d'après les dénombrements effectués sur cinq souches que le nombre d'ovarioles ne variait que très peu d'une souche à l'autre, ne sont nullement en contradiction avec l'opinion qui vient d'être rappelée, puisque cet auteur a exclusivement travaillé sur des *Drosophiles* européennes qui appartiennent donc vraisemblablement à une même race.

Dans le travail déjà cité, BÉNATAR avait en outre montré, par l'analyse de croisements entre souches françaises à grand nombre

d'ovarioles (Banyuls Union: 29,45 et Roulans: 26,90) et souches japonaises à faible nombre d'ovarioles (Otanu: 15,67 et Tamashina: 14,72), que le caractère « nombre d'ovarioles » était héréditaire et conditionné comme tous les caractères quantitatifs par un système génétique multifactoriel.

Il était particulièrement intéressant, de ce fait, de suivre l'évolution du nombre d'ovarioles dans des populations expérimentales élevées dans les cages à population ou « démomètres » inventées par L'HÉRITIER et TEISSIER en 1933, dont l'emploi avait conduit ces auteurs à des découvertes remarquables de génétique des populations et aux premières vérifications expérimentales de ses grandes lois ⁽¹⁾.

Une première population, fondée en 1955 à partir de femelles OT (Otanu) et de mâles BU (Banyuls Union), a été suivie pendant six mois; la moyenne du nombre d'ovarioles est demeurée très stable pendant cette période, variant de 21,36 pendant les deux premiers mois à 22,58 pour les deux derniers. Les populations constituées à partir des backcross ♀ F1 × ♂ BU et ♀ OT × ♂ F1 ont convergé vers la même moyenne se rapprochant de la population issue du croisement initial. Il s'est avéré que la concurrence pour l'aliment à laquelle étaient soumises les *Drosophiles* constituait un facteur essentiel de la sélection naturelle qui agit très efficacement en stabilisant le nombre d'ovarioles (TEISSIER, 1956).

Une autre population BU/OT qui est aujourd'hui suivie depuis plus de 400 générations a permis de constater que l'évolution du nombre d'ovarioles se traduit, au départ, par de multiples fluctuations qui s'amortissent après une longue période de l'ordre de plusieurs années.

Cette évolution du nombre d'ovarioles continue d'être régulièrement suivie sur d'autres populations expérimentales diversement composées. Certaines d'entre elles ont été constituées à partir d'un mélange de deux souches ayant toutes deux un nombre d'ovarioles élevé (Lunel Viel: 26,68 et Ware: 29,34) ou faible (Buenos Aires: 17,57 et Edimbourg: 16,37); d'autres ont été formées par un mélange de deux souches caractérisées par des nombres d'ovarioles bien différents (Banyuls Union: 29,63 et Okayama: 20,75); d'autres encore ont été fondées à partir de

⁽¹⁾ L'essentiel des résultats ainsi obtenus figure dans les titres et travaux de TEISSIER (1958).

plusieurs souches appartenant à une même race (telles les populations « Babel japonais et français », formées respectivement de 14 souches japonaises et de 20 souches françaises) ou à des races différentes (telle la population « Babel mondial » composée d'une vingtaine de souches provenant de différentes parties du monde); d'autres, enfin, n'ont comporté qu'une souche (Banyuls Union : 29,45 ou Otanu: 16,61).

Il est remarquable de constater que toutes ces populations, quel qu'ait été leur constitution initiale, leur origine géographique, les croisements effectués, ont convergé, au bout de quelques dizaines de générations, vers un nombre d'ovarioles moyen qui se situe aux environs de 20.

On peut considérer que ce nombre est le mieux adapté aux conditions homogènes qui règnent dans les démomètres et qui sont naturellement très éloignées de celles, par ailleurs fort diverses, que rencontrent les *Drosophiles* dans la nature.

Le système génétique qui conditionne le nombre d'ovarioles étant multifactoriel, ce caractère devait répondre à des essais de sélection. Les premières expériences entreprises dans ce sens par BÉNATAR n'ont pas abouti, en raison du haut niveau de consanguinité de la souche utilisée. Par la suite, FREYTET (1959), utilisant des hybrides entre les souches BU et OT, a montré qu'une sélection poursuivie pendant neuf générations était très efficace dans le sens ascendant (ce qu'elle a attribué à un phénomène d'hétérosis) et beaucoup moins opérante dans le sens descendant.

En 1960 BÉGOUD, tentant des expériences de sélection « descendante » à partir d'hybrides entre deux souches à grand nombre d'ovarioles et de sélection « montante » à partir d'hybrides entre deux souches à petit nombre d'ovarioles, a constaté que l'une des souches utilisées présentait un phénomène de dominance; ce fait a été ultérieurement confirmé par THOMAS-ORILLARD (1966).

ROBERTSON, dans le travail déjà cité (1957), avait de son côté établi l'efficacité de sélections réalisées pendant dix générations sur le nombre d'ovarioles d'une souche sauvage.

Monsieur le Professeur TEISSIER, Membre de l'Institut de France, m'a conseillé d'entreprendre un travail analogue mais plus extensif, en partant de trois souches de même origine présentant chacune un petit nombre d'ovarioles.

Une souche unique risquait, en effet, soit d'être appauvrie par un nombre trop élevé de générations consanguines et d'être trop

homogène pour répondre aux essais de sélection, soit de présenter des anomalies singulières. Un faible nombre d'ovarioles garantissait un travail à la fois plus rapide et plus sûr.

Notre population de départ fut donc constituée par un mélange de trois souches japonaises (Myazu, Sapporo, Tottovi). Elle fut très rapidement scindée en deux sous-populations dont l'une subissait les conséquences d'une sélection naturelle sous l'effet d'une carence alimentaire assez sévère, tandis que l'autre était, dans toute la mesure du possible, soustraite à une forte concurrence larvaire par une riche alimentation.

Les expériences de sélections expérimentales, menées sur la population soumise à ce dernier type de conditions, sont exposées dans le présent mémoire.

En le remerciant de la confiance et de l'extrême bienveillance qu'il m'a toujours accordées, il m'est infiniment agréable de pouvoir exprimer à Monsieur le Professeur TEISSIER, qui a bien voulu me confier ce travail, le témoignage de ma grande reconnaissance et de ma très respectueuse affection.

Monsieur le Professeur BOCQUET, Directeur du Laboratoire de Génétique Évolutive et de Biométrie du C.N.R.S., m'a accordé, en toutes circonstances, l'appui de ses précieuses directives et de sa bienveillante compréhension. Je le prie d'accepter l'expression de ma très profonde reconnaissance et de mon sincère dévouement.

Je remercie également mes collègues et particulièrement Madame DEVAUX et Madame LABEL pour leur précieuse assistance technique ainsi que toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation et à l'achèvement de ce travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — GÉNÉRALITÉS SUR L'ENTRETIEN DES SOUCHES ET DES POPULATIONS DE DROSOPHILES.

1. — *Milieux d'élevage.*

Suivant le but poursuivi, les élevages de *Drosophiles* d'espèces et d'origines variées, entretenus au Laboratoire de Génétique Évolutive et de Biométrie du C.N.R.S. à Gif-sur-Yvette, ont été effectués sur l'un ou l'autre de deux milieux standards. L'un, à base de farine de maïs est riche; son emploi place les mouches

dans des conditions alimentaires optimales. L'autre, le milieu S101, ainsi nommé parce qu'il correspond au 101^e milieu d'élevage essayé par PEARL, est pauvre et plus proche que le milieu maïs de la nourriture que les *Drosophiles* trouvent dans la nature.

Composition et préparation du milieu maïs:

745 ml d'eau,
90 g de sucre,
70 g de maïs,
14 g d'agar,
10 g de levure sèche,
4 ml de la solution obtenue par dissolution de 100 g de « nipagin » dans 900 g d'alcool à 95°.

La « nipagin » inhibe le développement des moisissures. Le milieu maïs subit une cuisson de 20 minutes à l'autocuiseur; la levure sèche et la solution de « nipagin » ne sont introduites qu'après cette cuisson.

Composition et préparation du milieu S 101:

Solution A: tartrate double de sodium et de potassium, 100 g par litre,

Solution B: sulfate neutre d'ammonium, 24 g par litre,

Solution C: sulfate de magnésium, 6 g par litre,

Solution D: chlorure de calcium, 3 g par litre,

Solution E: acide tartrique, 60 g par litre,

Solution F: phosphate de potassium, 12 g par litre.

500 ml de milieu S101 contiennent, en plus des 42 ml de chacune des solutions A à F, 42 g de sucre, 250 g d'eau et 10 g d'agar. L'eau, l'agar et les solutions A et D sont portés à ébullition; le sucre et les solutions B et C sont ajoutés lorsque le chauffage est réduit; les solutions E et F ainsi que 10 g de levure sèche et 2 ml de solution de « Nipagin » ne sont ajoutés que lorsque la cuisson est terminée.

Le milieu S101 permet un développement rapide, mais de courte durée, de la levure fraîche, la nourriture s'épuisant rapidement.

2. — *Élevages en bouteilles.*

L'élevage en bouteilles est seul employé pour la conservation au Laboratoire de quelques 400 souches; il a également été utilisé dans toutes nos expériences de sélection.

Les souches sont entretenues dans des bouteilles de 270 ml contenant 50 ml de milieu maïs et placées dans une chambre à température sensiblement constante de $17^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$; dans ces conditions, le cycle de développement de *Drosophila melanogaster* est de 22 jours environ. Tous les 28 jours, les mouches sont transvasées en totalité dans de nouvelles bouteilles contenant du milieu frais; ce mode de repiquage permet d'entretenir un degré d'hétérozygotie élevé. Les bouteilles d'élevage contiennent un effectif variable d'individus compris entre 100 et 600 mouches au moment où le repiquage est effectué.

Dans ces conditions de conservation des souches en bouteilles et malgré la richesse du milieu maïs, les larves sont soumises à une concurrence alimentaire sévère.

3. — *Populations.*

Les populations expérimentales sont maintenues en équilibre dans des cages à populations ou démomètres. Les cages métalliques actuellement utilisées au laboratoire (ou les cages en matière plastique employées par de nombreux chercheurs étrangers) ne constituent que les réalisations techniquement plus modernes des cages en bois conçues par L'HÉRITIER et TEISSIER en 1933. D'un volume de 22 dm^3 elles permettent de suivre, au cours des générations successives, l'évolution génétique de populations d'effectif relativement élevé (de l'ordre de 3 000 individus) et stationnaire (planche I).

La face supérieure de ces cages, impérativement étanches, est constituée d'une glace amovible; le fond est percé de 21 orifices, disposés sur trois rangées, obturés chacun par un godet métallique contenant la nourriture. Chaque jour, un godet rempli de milieu neuf S101 doit remplacer un godet placé trois semaines plus tôt, ce qui permet d'équilibrer les éclosions et les décès. Mais cette ration quotidienne ne saurait suffire à assurer le développement de la totalité des œufs pondus: une sévère concurrence pour l'aliment s'établit entre les milliers de larves qui absorbent la levure et, sur les quelques 2 000 œufs pondus chaque jour sur chacun des godets, environ 200 seulement parviendront à l'état imaginal. Des expériences effectuées par L'HÉRITIER et TEISSIER (1933) ont établi que la longévité moyenne, au sein d'une population stationnaire, était de 23,3 jours et que le taux de masculinité était faible

(0,34), ce qui peut s'expliquer par la plus grande fragilité des mâles et par la brièveté relative de leur vie.

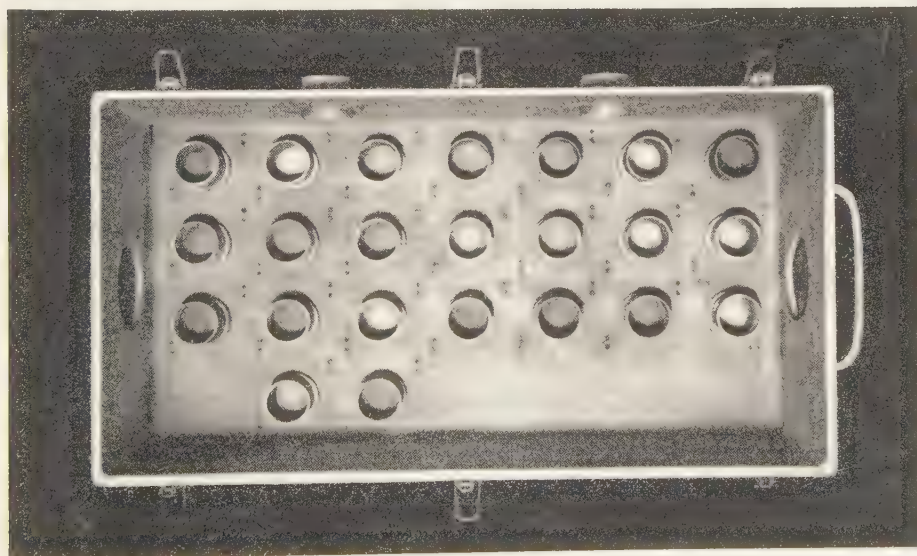
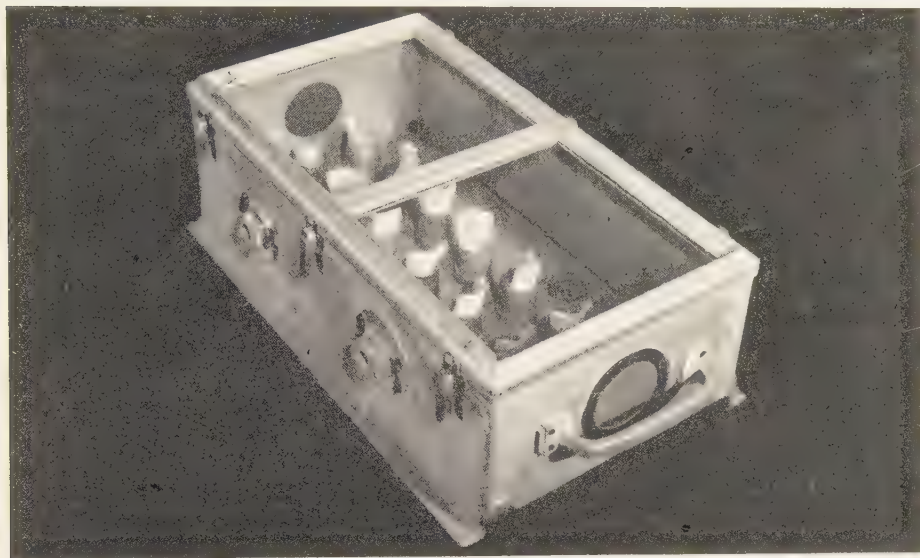


PLANCHE I: Cages pour l'élevage de populations de *Drosophiles* (démomètres) conçues par Ph. L'Héritier et G. Teissier (1933).

En raison du chevauchement des générations dans une cage, il est difficile de préciser la durée exacte d'une génération de *Drosophila melanogaster*. Dans les conditions où ont été réalisées nos expériences, le temps de 12 jours semble correct. En outre, l'étude de la concurrence larvaire a mis en évidence que le succès d'une larve ne tient pas seulement à sa constitution génétique mais également au fait que les œufs pondus les premiers ont une probabilité plus grande de donner des imagos que les œufs pondus plus tardivement (L'HÉRITIER et TEISSIER, 1934 et 1935). On peut, pour certaines expériences, supprimer cette concurrence larvaire importante en utilisant le milieu maïsensemencé de levure fraîche et en remplaçant tous les godets deux fois par semaine par des godets contenant du milieu neuf. Les larves n'ayant pas, dans ces conditions, le temps de se développer, on assure la pérennité de la population par réintroduction de mouches provenant de « blocages », technique de prélèvement décrite par TEISSIER (1958).

On utilise « un des deux orifices accessoires de la cage, placés sur le fond comme les 21 orifices principaux, ou un orifice analogue placé latéralement, et dont le bouchon porte une gouttière de ponte. Les œufs recueillis en quelques heures sont placés » (en bouteilles milieu maïs) « sur une quantité de nourriture assez grande pour que toutes les larves aient la possibilité d'atteindre l'état adulte, toute concurrence pour l'aliment ayant été supprimée. On peut étudier par ce procédé, sans troubler aucunement l'évolution de la population, tous les changements génétiques qui peuvent se produire au cours de son histoire ».

Démarrage. — La fondation d'une population expérimentale peut s'effectuer à partir d'un nombre variable d'individus. Même quand la population est fondée par quelques couples, elle atteint rapidement trois à quatre mille adultes, sa densité restant à peu près stationnaire à partir du quarantième jour (L'HÉRITIER et TEISSIER, 1933).

Pour nos expériences, la population d'origine a été constituée d'emblée par environ quatre mille individus (afin qu'elle comporte un échantillon assez important de chacune des souches constitutantes).

Entretien. — Pour des raisons d'ordre pratique, les populations n'ont été nourries que deux fois par semaine en remplaçant les trois godets les plus anciens par trois godets contenant du milieu neufensemencé de levure fraîche. Afin que le développement

de la levure soit assez homogène, cet ensemencement est effectué la veille du nourrissage, à heure fixe (17 heures).

Les populations ont été changées de cage toutes les trois semaines, les godets de l'ancienne cage étant tous remplacés dans une cage propre, les mouches mortes retirées, et les mouches vivantes, endormies au CO², remplacées dans la nouvelle cage.

L'entretien des populations en cages serait relativement aisé si les élevages n'étaient perturbés par des acariens dont les Drosophiles prélevées dans la nature sont généralement porteuses. Déjà en 1937, L'HÉRITIER signalait la présence de ces parasites dans ses populations et les dégâts qu'ils provoquaient.

Nos élevages ont été contaminés par deux espèces d'acariens que Marc ANDRÉ a bien voulu examiner. La première, *Tyrolichus casei* (Oud.), appartient à la famille des Acaridae Ewing et Nesbitt et se rencontre dans toutes les substances alimentaires (matières sucrées, farine, fromages), particulièrement lorsque celles-ci sont humides. La seconde, peut-être nouvelle, est, en tout cas, voisine de *Histiostoma laboratorium* Hugnes, forme spécifique des élevages de laboratoire chez lesquels elle provoque d'importants dégâts: ses nymphes hypopiales résistent longtemps à la sécheresse et peuvent être transportées d'un élevage à l'autre par des mouches ou d'autres insectes.

De nombreuses recettes ont été proposées pour éliminer ces parasites des élevages. Citons, entre autres, le soufre en fleur, les vapeurs soufrées, la chloroptérine, le salicylate de méthyle, la liqueur de Frow, la liqueur de Peterka, etc... Malheureusement, aucun de ces produits n'est sans danger pour les mouches qui risquent de périr en même temps que les acariens. De bons résultats semblent avoir été obtenus par PUNTONI en 1931, par l'emploi du pétrole lampant, mais ce procédé appliqué à nos élevages s'est avéré inefficace.

L'acarotoxine, ordinairement utilisée en apiculture dans la lutte contre l'acariose de l'abeille, se présente sous forme liquide et ne peut être utilisée pour les Drosophiles. Un acaricide, que nous a adressé le Professeur KOCH, de l'Université de Louvain, s'est révélé assez efficace, à faible dose; mais les fumigations qui peuvent être facilement effectuées à l'intérieur des cages n'agissent que sur les *Tyrolichus* et restent sans effet sur les *Histiostoma*. Or, il est particulièrement difficile de se débarrasser de ces derniers. Les *Tyrolichus*, au contraire, se fixent aux parois de verre lorsqu'on

place des mouches parasitées dans des tubes à essais: il suffit de faire passer les mouches dans une batterie d'une dizaine de tubes pour les délivrer pratiquement de leurs parasites.

Le seul produit qui se soit montré efficace dans la lutte contre *Histiotoma* est le benzoate de benzyle, dissout dans l'alcool et pulvérisé dans les cages à une solution de 2 à 4 %, doses qui ne semblent pas nocives pour les *Drosophiles*.

Toutefois, on a signalé que des solutions à 10 % ne sont pas inoffensives (BARKER et CARRICK, 1968): le temps de développement augmente, le poids du corps et le taux de masculinité diminuent, mais les différences observées entre les mouches non traitées ou traitées avec une solution à 4 % ne sont pas significatives.

Ajoutons qu'une recrudescence des acariens se manifeste tous les ans, vers la fin de l'été, au moment où les *Drosophiles* sont très nombreuses dans la nature. A cette période, quelques précautions que l'on prenne, les populations subissent des perturbations.

B. — MÉTHODES EXPÉRIMENTALES ET STATISTIQUES.

1. — *Techniques expérimentales.*

a) *Technique de sélection.* — Les essais de sélections montante et descendante ont toujours été menés de front. Le protocole adopté dans les premières expériences effectuées sur MST1 et MST2 correspond à la *sélection intra-familiale* de FALCONER (1960).

A partir de blocages effectués sur les populations MST1 ou MST2, 50 femelles vierges et 50 mâles ont été prélevés et répartis à raison d'un couple par bouteille contenant du milieu maïs ensemencé de levure fraîche. Après trois jours pendant lesquels les femelles ont été fécondées et ont eu le temps de pondre, les couples ont été retirés, les femelles disséquées et leurs ovarioles dénombrés. Les cinq bouteilles renfermant les femelles ayant le plus grand nombre d'ovarioles et les cinq bouteilles correspondant aux femelles ayant le plus petit nombre d'ovarioles ont été seules conservées. Les descendance qu'elles abritaient ont constitué le matériel de base de nos expériences. Elles ont été appelées A, B, C, D, E pour la lignée montante et Z, Y, X, W, V pour la lignée descendante.

Les femelles vierges et les mâles, nés dans ces bouteilles, ont été isolés dès l'éclosion, et trois jours après, des croisements ont été

réalisés conformément à la permutation suivante qui offre l'avantage de réduire au minimum l'effet de consanguinité.

<i>Sélection montante</i>	<i>Sélection descendante</i>
10 A × 10 ♂ B	10 Z × 10 ♂ Y
10 B × 10 ♂ C	10 Y × 10 ♂ X
10 C × 10 ♂ D	10 X × 10 ♂ W
10 D × 10 ♂ E	10 W × 10 ♂ V
10 E × 10 ♂ A	10 V × 10 ♂ Z

Chaque « famille » contient ainsi dix couples; pour la sélection montante comme pour la sélection descendante, on entretient cinq familles. Après trois jours, les femelles sont disséquées et à nouveau la descendance de la femelle de chaque famille qui présente le plus grand nombre ou le plus petit nombre d'ovarioles est seule retenue, afin de poursuivre l'expérience de sélection. Les dénombrements d'ovarioles sont naturellement effectués sur les 50 femelles des cinq familles correspondant à la sélection montante et sur les 50 femelles des cinq familles correspondant à la sélection descendante ⁽¹⁾.

Ce schéma a été respecté dans toute la mesure du possible, mais la stérilité qui s'est parfois manifestée au cours des expériences n'a pas toujours permis de travailler sur des groupes de 50 femelles. D'autre part, pendant la période qui s'étend entre la sixième et la treizième génération dans les premières expériences de sélection, les dénombrements n'ont porté que sur 35 femelles.

Ce mode de sélection n'a été employé que pour la première série d'expériences. Par la suite, j'ai été amenée à modifier le schéma précédent et à utiliser une *sélection individuelle*, afin de ne retenir que les individus réellement extrêmes. Cependant, pour ne pas entraîner de trop grandes modifications dans les réponses à la sélection par rapport aux premières expériences, la descendance des dix femelles, sur les deux groupes de 50 femelles dénombrées qui possédaient, soit le plus grand, soit le plus petit nombre d'ovarioles, a été conservée; les croisements ont été effectués par permutation circulaire de ces dix femelles.

b) *Dissection de l'ovaire*. — Chaque ovaire chez *Drosophila melanogaster* est formé d'un faisceau de tubes ou ovarioles enserrés dans une membrane striée; chaque ovariole est constitué par un

(1) Pour certaines générations parentales l'effectif a été augmenté.

chapelet d'ovocytes entouré d'une fine membrane. A la zone germinative fait suite une série de follicules plus ou moins grands, dont les derniers sont de la taille de l'œuf mûr ($450 \times 170 \mu$) (planche II). Le nombre d'ovarioles varie en fonction du milieu et de la provenance géographique des souches (BÉNATAR, 1955), mais reste en général compris entre 15 et 25 par ovaire. Nos expériences de sélection ont abouti à des nombres inférieurs à la moitié des valeurs ordinaires ou près de trois fois plus grandes qu'elles, nombres qui se situent au-delà des limites observables dans les conditions naturelles. Il est évident que l'on approche ainsi des limites physiologiques de l'espèce: d'une part, il faut un minimum d'ovarioles pour qu'une mouche femelle puisse assurer sa descendance; d'autre part, le volume abdominal d'une femelle de *Drosophile* est limité. On remarque, d'ailleurs, que les mouches ayant acquis par sélection un grand nombre d'ovarioles ne possèdent pas pour autant un nombre corrélativement plus élevé de tubes fonctionnels, certains de ces tubes ovariens étant réduits à de simples filaments.

DAVID (1961) a distingué, même dans les souches normales, trois types d'ovarioles: fonctionnels, atrophiés (pour lesquels le cyste apical est petit et transparent), bloqués (qui se terminent par un œuf flasque et ridé). Il n'a pas été tenu compte de cette disparité des ovarioles dans ce travail.

D'un point de vue technique, les femelles anesthésiées à l'éther sont disséquées sur lames de verre, sous une loupe binoculaire. Les ovaires, fixés simplement par des trachées à la paroi de l'abdomen, sont expulsés de celui-ci par simple arrachement du dernier segment abdominal, accompagné d'une légère pression exercée sur le thorax. Après plusieurs essais, j'ai préféré utiliser comme fixateur le bichromate de potassium à saturation qui durcit légèrement la paroi des ovarioles sans rendre ceux-ci cassants. Les ovaires, après avoir séjourné pendant plusieurs heures dans le bichromate, sont rincés et les ovarioles dénombrés.

2. — *Méthodes statistiques.*

La plupart des calculs employés dans ce travail sont aujourd'hui suffisamment classiques pour n'exiger aucun commentaire (¹).

(¹) Une certaine imprécision des résultats peut être due au fait que les calculs ont été effectués, dans certains cas, avec trois décimales que nous n'avons pu faire figurer.



100 μ

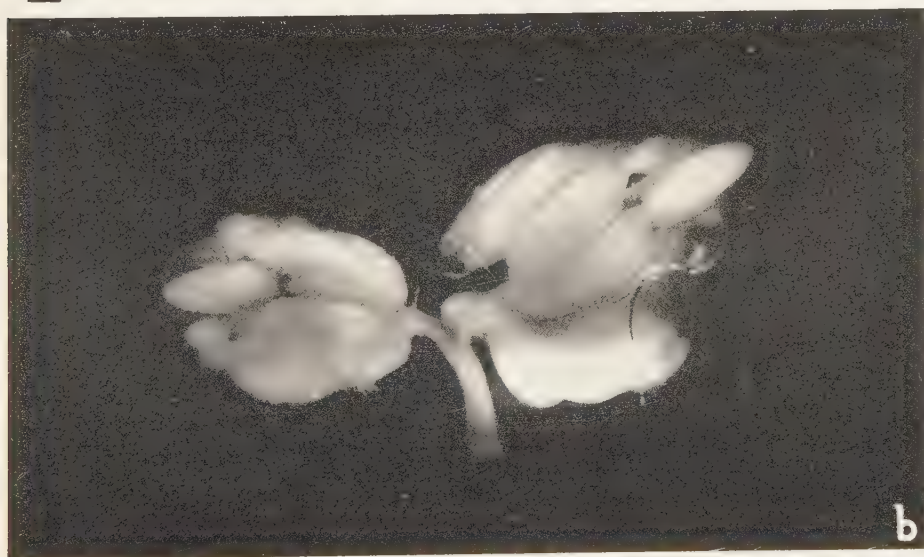


PLANCHE II: Ovaires de *Drosophila melanogaster* (Meigen)

a. résultat d'une sélection montante

b. résultat d'une sélection descendante.

Cependant, nos expériences nécessitent des comparaisons fréquentes de la variabilité: or, la variance et l'écart-type, qui permettent généralement la comparaison de deux échantillons, augmentent avec les moyennes et ne peuvent donc convenir que lorsque celles-ci ont des valeurs assez voisines. Nos expériences ayant conduit à des moyennes très différentes, nous nous référerons de préférence au coefficient de variation qui ne varie pas de façon systématique avec la moyenne et permet ainsi une meilleure comparaison des variabilités intrinsèques de deux échantillons.

a) *Coefficient de corrélation.* — Le coefficient de corrélation droite-gauche, pour lequel TEISSIER a proposé une méthode de calcul rapide, employée par FREYTET (1959) et BEGOUT (1960), mérite au contraire quelque développement.

En évaluant le nombre d'ovarioles droit X_d et gauche X_g d'un même individu, on mesure deux fois le même caractère; on peut considérer comme égales les variances de ces deux décomptes, soit:

$$X_d + X_g = S$$

$$X_d - X_g = D.$$

De:

$$\sigma^2 S = \sigma^2 X_d + \sigma^2 X_g + 2\rho \sigma X_d \sigma X_g$$

et:

$$\sigma^2 D = \sigma^2 X_d + \sigma^2 X_g - 2\rho \sigma X_d \sigma X_g$$

Il résulte que:

$$\sigma^2 S + \sigma^2 D = 2 (\sigma^2 X_d + \sigma^2 X_g) = 4\sigma^2 \text{ moyen}$$

d'où:

$$\sigma^2 \text{ moyen} = \frac{\sigma^2 S + \sigma^2 D}{4}$$

$$\sigma^2 S - \sigma^2 D = 4\rho \sigma X_d \sigma X_g$$

puisque:

$$\sigma^2 X_d = \sigma^2 X_g = \sigma^2 \text{ moyen}$$

$$\sigma^2 S - \sigma^2 D = 4\rho \sigma^2 \text{ moyen}$$

on a:

$$\sigma^2 S - \sigma^2 D = \rho (\sigma^2 S + \sigma^2 D)$$

et:

$$\rho = \frac{\sigma^2 S - \sigma^2 D}{\sigma^2 S + \sigma^2 D}$$

Le coefficient de corrélation droite-gauche ρ fournit une estimation de l'influence exercée par les facteurs non génétiques, sur le nombre d'ovarioles. Les nombres droit et gauche pour une même femelle dépendent, en effet, de facteurs communs c (structure génétique et conditions de milieu) et de facteurs propres à chaque ovaire e .

Les conditions de milieu ayant été maintenues aussi stables que possible dans nos expériences, leur influence peut être pratiquement négligée.

En appelant σ^2X la variance phénotypique et en supposant égales les variances des nombres d'ovarioles pour les deux côtés du corps, on peut écrire, étant donné l'indépendance des facteurs e et c :

$$\sigma^2X = \sigma^2c + \sigma^2e$$

ρ se définit par l'une ou l'autre des égalités:

$$\rho = \frac{\sigma^2c}{\sigma^2X}$$

$$\rho = 1 - \frac{\sigma^2e}{\sigma^2X}$$

ρ représente la part de la variance phénotypique due aux facteurs communs et permet d'évaluer celle qui revient aux facteurs non génétiques.

A une valeur faible de ρ correspond donc une variance σ^2 également faible, ce qui prouve l'homogénéité de la souche.

En adoptant le seuil de 5 %, les valeurs significatives de ρ , pour nos résultats, doivent être supérieures à 0,28 (pour 49 degrés de liberté).

b) *L'héritabilité*. — L'héritabilité qui exprime la part de la variance totale attribuable aux effets moyens des gènes se définit par le rapport de la variance génotypique additive à la variance phénotypique totale:

$$h^2 = \frac{VA}{VP}$$

Cette estimation théorique se fait par l'étude des corrélations entre individus apparentés et nécessite des expériences à très grande échelle. Pour des raisons matérielles, nous avons préféré utiliser l'héritabilité réalisée, déterminée par la réponse à la sélection:

$$h^2 = \frac{R}{S}$$

R représente l'écart moyen des descendants de la population moyenne et S, la valeur de la moyenne phénotypique des parents sélectionnés, exprimée par l'écart avec la population moyenne; S exprime la sélection différentielle et R la réponse à la sélection.

L'héritabilité réalisée a été évaluée, pour chaque sélection, à partir d'une série de plusieurs générations et estimée par le calcul de la pente des droites de régression ajustées aux points expérimentaux.

Pour les sélections descendantes, l'héritabilité sera représentée précédée du signe (-), ce signe n'ayant bien sûr aucune signification algébrique. Sa valeur dépend de l'amplitude de toutes les composantes de la variance; les conditions variables la réduisent, les conditions uniformes l'augmentent. Il faut toutefois remarquer que les progrès de la sélection n'ont pu être évalués que sur les femelles. Même si l'on peut supposer, compte tenu du mode de sélection adopté, que les mâles suivent la même évolution génétique que les femelles, ils ne peuvent évidemment être choisis en fonction du caractère « nombre d'ovarioles », puisqu'ils ne le réalisent pas. Il convient donc, pour estimer la valeur réelle de l'héritabilité, de doubler les estimations calculées à partir des courbes de sélection des femelles.

c) *Remarques.* — En ce qui concerne les résultats obtenus, il faut souligner que parfois, pour une raison indéterminée et malgré le soin apporté au maintien de conditions expérimentales stables, des différences statistiquement significatives, mais allant à l'encontre du sens espéré, peuvent être obtenues d'une génération à la suivante. Il arrive, de même, dans les décomptes d'ovarioles régulièrement effectués dans les populations maintenues en laboratoire que le nombre moyen correspondant aux mouches d'une des cinq bouteilles d'une même série présente une différence significative avec les moyennes relatives aux *Drosophiles* des quatre autres bouteilles. De telles différences n'ont pas de signification génétique; elles doivent être imputées, en dehors des erreurs d'échantillonnage, à des facteurs fortuits (invasion d'acariens, influence du nombre d'œufs pondus par bouteille, qualité de la fermentation), qu'il nous a été impossible de contrôler.

Il est, d'ailleurs, bien évident que les dénombrements portant sur 50 femelles seulement n'autorisent pas une grande précision dans la détermination du coefficient de corrélation droite-gauche, pour laquelle il est admis que la prise en considération d'un millier

d'individus est nécessaire. Mais le nombre d'expériences qui devaient être simultanément suivies rendait matériellement impossible l'augmentation idéale des échantillons de chaque dénombrement. C'est pourquoi le coefficient de corrélation se trouvera souvent non significatif, inférieur à 0,28, ou même, dans un certain nombre de cas, négatif. Mais si l'on examine l'ensemble des prélèvements faits au cours d'une année sur environ 600 données, on voit qu'il est toujours significatif et à peu près stable, avec des variations de faible amplitude.

Toujours en raison des erreurs d'échantillonnage, il est prudent d'estimer la moyenne sur plusieurs générations, sans attacher trop d'importance à la valeur propre à l'une d'elles.

Les résultats ont toujours été donnés par ovaire.

Chaque tableau de sélection donne, pour la génération parentale P, suivie des générations de sélection F, le nombre d'individus dénombrés N, la moyenne du nombre d'ovarioles $\bar{m}$, la variance σ^2 , l'écart-type σ , le coefficient de variation V et le coefficient de corrélation droite-gauche ρ . A la fin de chaque tableau figurent, le plus souvent, les résultats globaux pour l'ensemble d'une expérience: $F\bar{m}$ max. ou mini. = génération à laquelle correspond la moyenne maximale ou minimale,

$\bar{m}$ max. ou mini. = moyenne maximale ou minimale,

% $\bar{m}$ max. ou mini. = pourcentage d'augmentation ou de diminution,

$\bar{m}$ 5 d. g. = moyenne des cinq dernières générations de l'expérience,

% $\bar{m}$ 5 d. g. = pourcentage d'augmentation ou de diminution des cinq dernières générations,

% stér. = pourcentage de stérilité,

% 1 ov. = pourcentage de mouches à un seul ovaire,

σ^2 = moyenne de la variance,

$\bar{V}$ = moyenne du coefficient de variation,

$\bar{\rho}$ = moyenne du coefficient de corrélation droite-gauche,

h^2 = hérabilité réalisée.

Les symboles suivants ont été adoptés:

M = sélection montante,

D = sélection descendante,

1 = toutes les expériences qui se rapportent à la population MST1,

- 2 = toutes les expériences qui se rapportent à la population MST2,
 MS = lignée montante suivie sans sélection à partir de la F21,
 DS = lignée descendante suivie sans sélection à partir de la F21,
 MD = sélection descendante à partir de la lignée montante,
 A = première série d'expériences,
 A' = deuxième série d'expériences MST1,
 B = troisième série d'expériences MST1 et deuxième série d'expériences MST2,
 Cr. A = premier croisement MST1 $\times$ MST2 (F1),
 Cr. B = deuxième croisement MST1 $\times$ MST2 (F2).

ORIGINE ET ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DES POPULATIONS UTILISÉES DANS LE PRÉSENT TRAVAIL

A. — ORIGINE DE LA POPULATION MST1 ET PREMIÈRES OBSERVATIONS RELATIVES A CETTE POPULATION.

La population MST1 a été constituée d'emblée par un grand nombre d'individus (4 000 environ) provenant, par tiers, de trois souches japonaises de *D. melanogaster*, préalablement multipliées par repiquages massifs; un tel mélange assurait au départ une variabilité génétique importante et ne pouvait qu'entraîner un brassage génétique favorable.

Lors de leur mise en populations, les caractéristiques des trois souches étaient les suivantes:

	N	m	σ^2	σ	V
Myazu	36	18,52 $\pm$ 0,30	3,17	1,78 $\pm$ 0,21	9,61
Sapporo	42	17,76 $\pm$ 0,24	2,41	1,55 $\pm$ 0,17	8,73
Tottovi	40	18,80 $\pm$ 0,30	3,66	1,91 $\pm$ 0,21	10,16

Cette population a été conservée pendant 461 jours, soit environ 38 générations, sans expérimentation (tableau Ia, fig. 1). Elevée sur milieu maïs, elle n'a subi qu'une concurrence larvaire aussi limitée que possible; mais il faut rappeler qu'il existe toujours une concurrence de ponte, les femelles pondant les premières ayant

TABLEAU Ia. Population MST1 en démomètre avant le début des expériences de sélection.

Nombre de jours	N	m	σ^2	σ	V	ρ
10	100	17,97 $\pm$ 0,16	2,54	1,59 $\pm$ 0,11	8,85	0,40
49	100	18,47 $\pm$ 0,22	5,09	2,24 $\pm$ 0,15	12,13	0,62
72	100	18,58 $\pm$ 0,16	2,57	1,60 $\pm$ 0,11	8,61	0,19
84	100	18,36 $\pm$ 0,22	4,72	2,17 $\pm$ 0,15	11,82	0,65
105	100	18,06 $\pm$ 0,20	4,00	2,00 $\pm$ 0,14	11,07	0,74
133	100	18,78 $\pm$ 0,21	4,50	2,12 $\pm$ 0,15	11,29	0,47
154	100	18,82 $\pm$ 0,20	3,89	1,97 $\pm$ 0,14	10,47	0,53
182	100	18,97 $\pm$ 0,25	6,46	2,54 $\pm$ 0,18	13,39	0,68
210	100	19,50 $\pm$ 0,21	4,45	2,11 $\pm$ 0,15	10,82	0,37
309	100	19,63 $\pm$ 0,20	4,05	2,01 $\pm$ 0,14	10,24	0,47
329	100	19,78 $\pm$ 0,21	4,46	2,11 $\pm$ 0,15	10,67	0,55
350	100	20,14 $\pm$ 0,21	4,59	2,14 $\pm$ 0,15	10,63	0,53
371	100	19,59 $\pm$ 0,21	4,33	2,08 $\pm$ 0,15	10,62	0,49
461	100	19,13 $\pm$ 0,18	3,14	1,77 $\pm$ 0,13	9,25	0,43

$\bar{m}$ gén. = 18,98 $\bar{\sigma}^2$ = 4,20 $\bar{V}$ = 10,70 $\bar{\rho}$ = 0,51

un avantage sélectif certain sur les autres. Les premières constatations faites sur cette population portent notamment sur :

1° Son homogénéité qui paraît plus grande que celle de chacune des souches constituantes, peut-être en raison d'une diminution de la consanguinité existant à l'intérieur de ces souches.

2° Une évolution extrêmement lente tendant à une légère augmentation du nombre d'ovarioles.

3° Sa grande stabilité, après une période correspondant à une dizaine de générations pendant laquelle s'est effectué un brassage génétique des trois souches constituantes.

La première moyenne des nombres d'ovarioles, différant significativement de celle de la génération de départ, n'a été rencontrée qu'au 133^e jour, soit vers la 11^e génération ; cet écart ne représente d'ailleurs qu'une augmentation de 4,5 %. La moyenne du nombre d'ovarioles pour les 461 premiers jours est de 18,98 ; la moyenne du coefficient de variation (10,70) est faible.

B. — ORIGINE DE LA POPULATION MST2 ET PREMIÈRES OBSERVATIONS RELATIVES A CETTE POPULATION.

A partir de la population MST1 conservée dans les conditions initiales, une seconde population a été constituée, 118 jours après

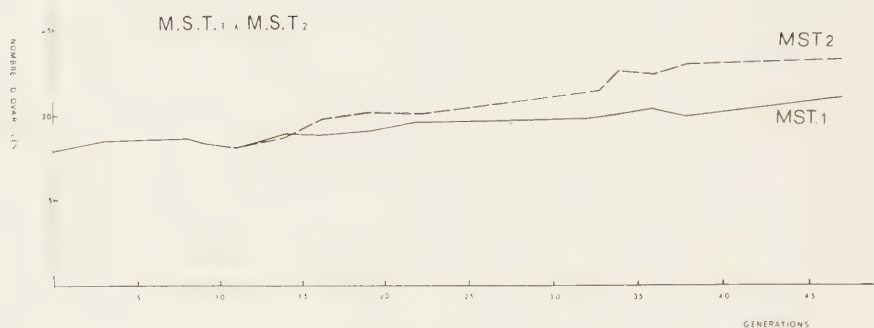


FIG. 1. Évolution des populations MST1 et MST2 en démomètre avant le début des expériences de sélection.

la fondation de MST1 (tableau Ib, fig. 1). Mais cette population MST2, nourrie sur S101, a été soumise à une sévère concurrence larvaire.

Dès le second dénombrement fait sur MST2 (36^e jour), on constate une différence significative avec le chiffre précédent ($t = 3,69$). Par la suite le nombre d'ovarioles continue de croître et l'augmentation sera, après 339 jours de 23 %. La moyenne, pour les 339 premiers jours, est de 21,00 et le coefficient de variation de 11,18. Malgré des fluctuations importantes, la variance augmente notablement.

TABLEAU Ib. Population MST2 en démomètre avant le début des expériences de sélection

Nombre de jours	N	m	σ^2	σ	V	ρ
15	100	18,59 $\pm$ 0,18	3,28	1,81 $\pm$ 0,13	9,74	0,70
36	100	19,55 $\pm$ 0,19	3,66	1,91 $\pm$ 0,14	9,77	0,27
63	100	20,10 $\pm$ 0,26	6,92	2,63 $\pm$ 0,19	13,08	0,56
92	100	19,95 $\pm$ 0,19	3,69	1,92 $\pm$ 0,14	9,62	0,22
190	100	21,07 $\pm$ 0,25	6,25	2,50 $\pm$ 0,18	11,87	0,76
211	100	22,29 $\pm$ 0,24	5,90	2,43 $\pm$ 0,17	10,90	0,54
232	100	22,15 $\pm$ 0,25	6,46	2,54 $\pm$ 0,18	11,47	0,72
252	100	22,56 $\pm$ 0,31	9,50	3,08 $\pm$ 0,22	13,65	0,57
339	100	22,78 $\pm$ 0,24	5,72	2,39 $\pm$ 0,17	10,49	0,36

$m = 21,00$ $\bar{\sigma}^2 = 5,71$ $\bar{V} = 11,18$ $\bar{\rho} = 0,52$)

C. — COMPARAISON DE L'ÉVOLUTION DES POPULATIONS MST1 ET MST2.

Une confrontation des tableaux Ia et Ib montre que l'évolution des populations MST1 et MST2 s'est avérée rapidement différente. Il convient, bien entendu, dans la lecture de ces tableaux, de tenir compte du décalage de 118 jours séparant la fondation de MST1 de celle de MST2: le dénombrement effectué au 211^e jour sur MST2, par exemple, correspond à celui du 329^e jour portant sur MST1.

On sait que le régime alimentaire exerce une influence prépondérante sur la détermination du nombre d'ovarioles (SAVELIEV, 1928; BÉNATAR, 1955); les individus mal nourris à l'état larvaire présentent d'une façon générale un nombre plus faible d'ovarioles. Pour cette raison, les dénombrements d'ovarioles ont porté non pas sur des individus prélevés directement dans les populations MST1 ou MST2 mais sur des mouches provenant de « blocages ». Il eut été possible de prélever directement les mouches dans la population sans concurrence MST1 pour effectuer le décompte des ovarioles, mais il a semblé préférable d'utiliser dans tous les cas des mouches de « blocages » afin de permettre ultérieurement les comparaisons avec les résultats obtenus sur d'autres populations.

De même, bien que la température ne paraisse pas avoir d'effet sur le nombre d'ovarioles (BÉNATAR, 1955), les populations MST1 et MST2 ont été maintenues, pour plus de sûreté, à température constante et toutes les expériences ont été réalisées à 25 °C.

Le dénombrement effectué au 36^e jour sur MST2 diffère significativement du dénombrement contemporain fait au 154^e jour sur MST1. Il a donc suffi de 36 jours, soit de trois générations environ, pour que se manifeste une première divergence entre MST1 et MST2; les modifications constatées ne sont pas seulement phénotypiques, mais génétiques puisque les mouches dont les ovarioles étaient dénombrés, étaient placées dans des conditions d'élevage similaires.

Après une trentaine de générations, la différence des moyennes atteint, en faveur de MST2, environ 20 %; alors que le nombre d'ovarioles était au départ faible, on obtient, en 28 générations environ, une augmentation de 19 % par le seul effet de la sélection naturelle, ce qui conduit à la plus forte moyenne rencontrée dans

ce genre d'expérience. Cependant, quatre ans plus tard, la moyenne de MST2 a diminué pour se stabiliser aux environs d'un chiffre moyen rencontré généralement dans ces expériences et correspondant à une augmentation d'environ 10 % par rapport à la valeur d'origine et à la moyenne de la population MST1, restée stable et homogène pendant toute cette période.

Les coefficients de variation ont une moyenne de 10,70 pour MST1 et de 11,18 pour MST2.

C'est au 339^e jour après la fondation de MST2, population élevée en conditions de concurrence larvaire, et au 461^e jour après celle de MST1, maintenue sans concurrence larvaire, qu'ont été entrepris les essais de sélections montante et descendante relatifs au nombre d'ovarioles. Signalons qu'à ce moment la population MST1 semblait stabilisée, alors qu'il n'en était sûrement rien pour MST2.

EXPÉRIENCES PORTANT SUR LA POPULATION MST1

A. — PREMIÈRE ÉTUDE DE LA POPULATION EXPÉRIMENTALE MST1

1. — *Sélections simples.*

a) *Population témoin MST1* (tableau IIa, Fig.2). — La population MST1, entretenue comme témoin, a conservé sa stabilité pendant la durée des premières expériences de sélection, soit 35 générations; les moyennes, aux dates correspondant à la première et à la dernière génération de cette expérience, ne diffèrent pas de façon significative ($t = 1,11$).

Pour cette période, la moyenne générale, pour la population témoin, est de $19,64 \pm 0,20$; elle ne diffère pas significativement de celle des 14 dénombrements antérieurs qui était de $18,98 \pm 0,21$.

La variance moyenne, 3,80, est en diminution par rapport à celle des générations antérieures qui était de 4,20. Toutefois lorsqu'on effectue le test d'homogénéité des variances de SNEDECOR (1956), il faut éliminer les quatre valeurs les plus élevées pour obtenir une probabilité de 10 %. Ce test est cependant significatif à 5 % à partir de la génération correspondant à la F9 de la lignée sélectionnée. Lorsque l'on considère les données par individu et non par ovaire, on obtient une probabilité de 10 % en excluant les deux données qui s'écartent le plus de la valeur moyenne; cette probabilité est donc obtenue à partir de la F9.

TABLEAU II a. Population témoin MST1 pendant les premières expériences de sélection.

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1	100	19,09 $\pm$ 0,17	2,78	1,66 $\pm$ 0,12	8,70	0,39
(F1)	100	20,23 $\pm$ 0,19	3,61	1,90 $\pm$ 0,13	9,39	0,26
(F2)	100	19,64 $\pm$ 0,16	2,69	1,64 $\pm$ 0,12	8,35	0,22
(F3)	100	19,39 $\pm$ 0,16	2,43	1,56 $\pm$ 0,11	8,04	0,01
(F4)	100	20,52 $\pm$ 0,21	4,37	2,09 $\pm$ 0,15	10,19	0,05
(F5)	100	20,38 $\pm$ 0,21	4,30	2,07 $\pm$ 0,15	10,15	0,39
(F6)	100	19,79 $\pm$ 0,23	5,20	2,28 $\pm$ 0,16	11,52	0,49
(F8)	100	21,32 $\pm$ 0,28	8,01	2,83 $\pm$ 0,20	13,27	0,42
(F9)	100	19,23 $\pm$ 0,21	4,42	2,10 $\pm$ 0,15	10,92	0,18
(F10)	100	19,25 $\pm$ 0,22	4,71	2,17 $\pm$ 0,15	11,27	0,46
(F13)	100	19,45 $\pm$ 0,19	3,54	1,88 $\pm$ 0,13	9,67	0,26
(F15)	100	19,87 $\pm$ 0,18	3,21	1,79 $\pm$ 0,13	9,01	0,08
(F16)	100	19,89 $\pm$ 0,19	3,46	1,86 $\pm$ 0,13	9,35	0,39
(F17)	100	19,43 $\pm$ 0,20	3,93	1,98 $\pm$ 0,14	10,19	0,52
(F18)	100	19,54 $\pm$ 0,18	3,18	1,78 $\pm$ 0,13	9,11	0,32
(F19)	100	19,65 $\pm$ 0,19	3,50	1,87 $\pm$ 0,13	9,52	0,18
(F20)	100	19,29 $\pm$ 0,17	2,86	1,69 $\pm$ 0,12	8,76	0,32
(F21)	100	19,11 $\pm$ 0,20	3,85	1,96 $\pm$ 0,14	10,26	0,34
(F22)	100	20,37 $\pm$ 0,23	5,25	2,29 $\pm$ 0,16	11,24	0,48
(F23)	100	20,06 $\pm$ 0,19	3,46	1,86 $\pm$ 0,13	9,27	0,47
(F24)	100	19,10 $\pm$ 0,17	2,95	1,71 $\pm$ 0,12	8,95	0,57
(F25)	100	19,75 $\pm$ 0,17	2,79	1,67 $\pm$ 0,12	8,46	0,47
(F26)	100	18,90 $\pm$ 0,19	3,62	1,90 $\pm$ 0,13	10,05	0,20
(F27)	100	19,71 $\pm$ 0,18	3,10	1,76 $\pm$ 0,12	8,93	0,57
(F28)	100	19,33 $\pm$ 0,19	3,57	1,89 $\pm$ 0,13	9,33	0,50
(F29)	100	19,43 $\pm$ 0,21	4,33	2,08 $\pm$ 0,15	10,71	0,45
(F31)	100	19,42 $\pm$ 0,20	3,85	1,96 $\pm$ 0,14	10,09	0,51
(F32)	100	19,35 $\pm$ 0,18	3,32	1,82 $\pm$ 0,13	9,41	0,37
(F33)	100	19,72 $\pm$ 0,20	4,09	2,02 $\pm$ 0,14	10,24	0,31
(F34)	100	19,63 $\pm$ 0,22	4,85	2,20 $\pm$ 0,16	11,21	0,54
(F35)	100	18,96 $\pm$ 0,16	2,66	1,63 $\pm$ 0,12	8,60	0,28

$$\bar{m} = 19,64 \quad \sigma^2 = 3,80 \quad V = 9,81 \quad \bar{\rho} = 0,35$$

Comme nous l'avons déjà signalé, ces anomalies doivent être attribuées à des circonstances non contrôlées et peuvent être négligées.

La moyenne du coefficient de variation, qui atteignait 10,70 pour les 14 premiers dénombrements, est de 9,81.

Le coefficient de corrélation droite-gauche présente de sensibles fluctuations d'une génération à l'autre; sa valeur moyenne est de 0,35.

En résumé, la population témoin MST1 a conservé ses caractéristiques originelles, sa variabilité ayant même plutôt diminué pendant toute la durée de l'expérience de sélection.

TABLEAU II b. Première expérience de sélection montante sur MST1 : lignée M1A

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1	100	19,09 $\pm$ 0,17	2,78	1,66 $\pm$ 0,12	8,70	0,39
F1	100	20,98 $\pm$ 0,23	5,48	2,34 $\pm$ 0,17	11,15	0,45
F2	100	20,19 $\pm$ 0,24	5,91	2,43 $\pm$ 0,17	12,04	0,36
F3	100	21,17 $\pm$ 0,27	7,51	2,74 $\pm$ 0,19	12,94	0,53
F4	90	20,91 $\pm$ 0,35	11,09	3,33 $\pm$ 0,25	15,93	0,37
F5	100	22,97 $\pm$ 0,38	14,52	3,81 $\pm$ 0,27	16,59	0,77
F6	100	23,38 $\pm$ 0,47	21,62	4,65 $\pm$ 0,33	19,89	0,59
F8	70	23,43 $\pm$ 0,36	9,18	3,03 $\pm$ 0,26	12,93	0,55
F9	70	23,96 $\pm$ 0,46	14,52	3,81 $\pm$ 0,32	15,90	0,62
F10	70	24,66 $\pm$ 0,44	13,40	3,66 $\pm$ 0,31	14,84	0,61
F13	70	25,13 $\pm$ 0,45	14,29	3,78 $\pm$ 0,32	15,04	0,50
F14	100	24,86 $\pm$ 0,39	15,37	3,92 $\pm$ 0,28	15,77	0,62
F15	100	26,11 $\pm$ 0,33	11,09	3,33 $\pm$ 0,24	12,75	0,61
F16	100	27,66 $\pm$ 0,35	12,46	3,53 $\pm$ 0,25	12,76	0,44
F17	84	28,05 $\pm$ 0,36	10,76	3,28 $\pm$ 0,25	11,69	0,50
F18	100	27,14 $\pm$ 0,34	11,82	3,44 $\pm$ 0,24	12,68	0,19
F19	100	28,13 $\pm$ 0,34	11,75	3,43 $\pm$ 0,24	12,19	0,15
F20	100	30,30 $\pm$ 0,40	16,01	4,00 $\pm$ 0,28	13,20	0,31
F21	100	29,56 $\pm$ 0,41	16,98	4,08 $\pm$ 0,29	13,80	0,15
F22	100	30,86 $\pm$ 0,41	16,72	4,08 $\pm$ 0,29	13,22	0,27
F23	100	30,91 $\pm$ 0,33	10,68	3,26 $\pm$ 0,23	10,55	0,24
F24	100	29,17 $\pm$ 0,34	11,56	3,40 $\pm$ 0,24	11,66	—0,01
F25	100	28,46 $\pm$ 0,38	14,61	3,82 $\pm$ 0,27	13,42	0,39
F26	100	29,20 $\pm$ 0,40	15,84	3,97 $\pm$ 0,28	13,60	0,32
F27	100	29,19 $\pm$ 0,34	11,61	3,41 $\pm$ 0,24	11,68	0,40
F28	100	28,88 $\pm$ 0,29	12,49	3,53 $\pm$ 0,25	12,22	0,33
F29	98	28,56 $\pm$ 0,34	11,16	3,34 $\pm$ 0,24	11,69	0,45
F31	100	27,42 $\pm$ 0,35	12,36	3,51 $\pm$ 0,25	12,80	0,33
F32	100	28,02 $\pm$ 0,37	13,64	3,69 $\pm$ 0,27	13,17	0,21
F33	100	28,27 $\pm$ 0,33	11,20	3,34 $\pm$ 0,24	11,81	0,23
F34	100	28,26 $\pm$ 0,33	10,85	3,29 $\pm$ 0,23	11,64	0,38
F35	100	28,04 $\pm$ 0,36	13,32	3,64 $\pm$ 0,26	12,98	0,44

$\bar{m}$ max. = F23; $\bar{m}$ max. = 30,91; % $\bar{m}$ max. = 62; $\bar{m}$ 5 d.g. = 28,00; % $\bar{m}$ 5 d.g. = 47; σ^2 = 12,57; $\bar{V}$ = 13,09; ρ = 0,40; h^2 = 0,32; % stér. = 0,94; % l ov. = 0.

Lignée élevée en bouteilles après

3 mois	100	28,41 $\pm$ 0,37	14,04	3,74 $\pm$ 0,26	13,16	0,46
12 mois	94	27,61 $\pm$ 0,37	12,68	3,56 $\pm$ 0,26	12,89	0,28
16 mois	82	27,17 $\pm$ 0,56	25,71	5,07 $\pm$ 0,40	18,66	0,73
38 mois	100	25,00 $\pm$ 0,32	10,20	3,19 $\pm$ 0,23	12,76	0,38
8 ans	100	26,38 $\pm$ 0,28	7,90	2,81 $\pm$ 0,20	10,65	0,28

b) *Sélection montante M1A à partir de MST1* (tableau IIb, fig. 2). — La sélection montante progresse assez rapidement et, dès la première génération sélectionnée, on observe une différence significative avec la génération parentale.

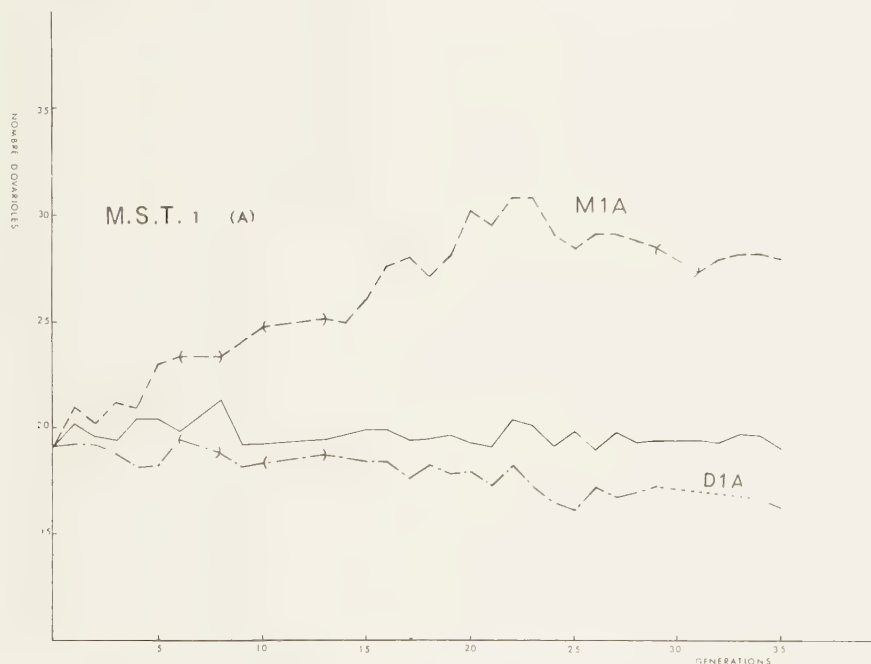


FIG. 2. Évolution des lignées montante, M1A, descendante, D1A, et population témoin MST1 pendant la première expérience de sélections sur MST1.

A partir de la F15, pour laquelle l'augmentation atteint 37 %, la réponse à la sélection devient plus efficace; c'est à la F23 que l'on obtient la moyenne maximale avec un gain de 62 % sur P1. Lors des générations suivantes, on atteindra assez vite, après une légère diminution, un plateau. L'expérience a été arrêtée à la F35. Le gain observé pendant les cinq dernières générations, exprimé en fonction de P1, est de 47 %.

Un effet de consanguinité, qui se manifeste par la stérilité de certaines mouches, a été constaté; il est toutefois faible puisque, sur l'ensemble de la sélection, trois dénombrements seulement n'ont pu être effectués sur 100 ovaires (¹).

Le taux de stérilité le plus élevé a été rencontré à la F17 (16 %); sa moyenne générale est de 0,94 %. Il semble donc que la sélection n'a guère affecté la viabilité et la fertilité des animaux.

(¹) C'est pour des raisons personnelles de santé que de la F8 à la F13, les dénombrements n'ont porté que sur 70 ovaires et que la sélection a été interrompue lors des générations F7, F11, F12 et F30.

La variance, particulièrement basse à la P1, augmente progressivement jusqu'à la F6 où elle atteint une valeur très élevée, d'ailleurs exceptionnelle, et qui trouble la régularité des résultats. En excluant cette valeur, nous obtenons pour la variance une moyenne de 12,57.

Le coefficient de variation a des valeurs élevées jusqu'à la F14; il se montrera beaucoup plus stable à partir de la F15, c'est-à-dire à partir du moment où la sélection se révèle plus efficace. Sa moyenne pour l'ensemble de la sélection, en excluant également la valeur de la F6, est de 13,09.

Le coefficient de corrélation droite-gauche présente entre la F18 et la F24 des valeurs non significatives; sa moyenne est de 0,40. L'héritabilité calculée d'après les 23 premières générations peut être estimée à 0,32.

Afin de mieux juger des effets de la sélection, des expériences permettant d'apprécier la fertilité de la lignée M1A ont été entreprises en fin de sélection et leurs résultats confrontés avec ceux de la population témoin. Elles ont prouvé que la sélection avait entraîné une réduction de cette fertilité beaucoup plus importante que ne permettait de le soupçonner la fréquence des mouches stériles.

La descendance de dix femelles a été dénombrée, d'une part, durant les cinq premiers jours et, d'autre part, pendant toute la durée de vie de ces femelles. Chacune d'elles, âgée de six heures, était isolée avec trois mâles dans une bouteille; les géniteurs étaient transvasés dans d'autres bouteilles chaque jour, pendant toute la période de ponte de la femelle. La descendance des femelles de la lignée montante, pour les cinq premiers jours de leur vie (qui nous intéressent plus spécialement puisque nos croisements étaient toujours effectués dans les premières heures suivant l'éclosion des femelles), est d'environ 20 % inférieure à celle des femelles MST1, la réduction du taux de fertilité atteignant 34 % pour la durée totale de la période de ponte.

Fertilité de dix femelles:

	<i>Les cinq premiers jours</i>	<i>Descendance totale</i>
MST1	3 586	9 555
M1A	2 863 soit 80 %	6 329 soit 66 %

Evolution de la lignée M1A après la fin de l'expérience de sélection montante (fig. 6).

Cette lignée M1A a été conservée en bouteilles à partir de la F35; des dénombrements d'ovarioles ont été effectués après 3, 12, 16 et 38 mois. Pendant 16 mois, la moyenne est restée stable; ce n'est que lors du dénombrement effectué au 38^e mois que l'on constate une diminution de la moyenne de 11 %, ce qui laisse subsister un gain de 37 % par rapport à la génération parentale. Le dernier dénombrement, effectué après huit années de conservation en bouteilles, donne une moyenne intermédiaire entre celles des deux derniers dénombrements, avec une variabilité très faible et un coefficient de corrélation droite-gauche non significatif. L'effet de la sélection aura donc été très durable.

La variance et le coefficient de variation sont restés assez stables dans l'ensemble; cependant le dénombrement du 16^e mois révèle une variabilité très accrue. En excluant cette dernière donnée, on constate que les coefficients de variation et de corrélation droite-gauche ont gardé des valeurs très proches de celles trouvées pendant la sélection. La stérilité qui était apparue au cours de l'expérience de sélection s'est maintenue au moins pendant 16 mois puisque deux des trois dénombrements opérés jusque-là n'ont pu être effectués sur 100 ovaires; la lignée n'a donc pas récupéré rapidement son taux de reproduction et sa vigueur d'origine.

c) *Sélection descendante D1A à partir de MST1* (tableau IIc fig. 2). — La réponse à la sélection descendante n'est pas immédiate et c'est à la F4 seulement que la moyenne diffère significativement de celle de la génération parentale ($t = 4,13$). D'ailleurs, jusqu'à la F22, la diminution de la moyenne est à peine sensible et n'atteint que 4,5 %. La moyenne minimale s'observe à la F25 avec une diminution de 16 %. Après les quatre générations suivantes pendant lesquelles la moyenne a plutôt tendance à remonter, trois dénombrements n'ont pu être effectués, la stérilité étant trop importante. La sélection a été arrêtée à la F35; la diminution de la moyenne était alors du même ordre qu'à la F25. La moyenne des cinq dernières générations est de 16,72; elle correspond à une diminution de 12 % du nombre d'ovarioles initial ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Comme pour la sélection montante, les dénombrements n'ont pu être effectués lors des générations 7, 11, 12 et 30 et n'ont porté que sur 70 ovaires pour les générations F9, F10 et F13.

TABLEAU II c. Première expérience de sélection descendante sur MST1 : lignée D1A

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1	100	19,09 $\pm$ 0,17	2,78	1,66 $\pm$ 0,12	8,70	0,39
F1	100	19,23 $\pm$ 0,16	2,56	1,60 $\pm$ 0,11	8,32	0,25
F2	100	19,20 $\pm$ 0,18	3,24	1,80 $\pm$ 0,13	9,38	0,48
F3	100	18,84 $\pm$ 0,18	3,10	1,76 $\pm$ 0,12	9,34	-0,01
F4	88	18,10 $\pm$ 0,16	2,38	1,54 $\pm$ 0,12	8,51	0,19
F5	100	18,24 $\pm$ 0,15	2,16	1,47 $\pm$ 0,10	8,06	0,22
F6	100	19,40 $\pm$ 0,34	11,49	3,39 $\pm$ 0,24	17,47	0,71
F8	68	18,84 $\pm$ 0,31	6,35	2,52 $\pm$ 0,22	13,38	0,66
F9	70	18,13 $\pm$ 0,24	4,04	2,01 $\pm$ 0,17	11,09	0,51
F10	70	18,26 $\pm$ 0,21	3,20	1,79 $\pm$ 0,15	9,80	-0,14
F13	70	18,66 $\pm$ 0,31	6,79	2,61 $\pm$ 0,22	13,99	0,09
F14	100	18,55 $\pm$ 0,21	4,41	2,10 $\pm$ 0,15	11,32	0,27
F15	90	18,38 $\pm$ 0,24	5,33	2,31 $\pm$ 0,17	12,57	0,16
F16	100	18,42 $\pm$ 0,17	2,89	1,70 $\pm$ 0,12	9,23	0,08
F17	92	17,57 $\pm$ 0,19	3,40	1,84 $\pm$ 0,14	10,47	0,25
F18	100	18,20 $\pm$ 0,17	2,88	1,70 $\pm$ 0,12	9,34	0,19
F19	100	17,77 $\pm$ 0,22	4,80	2,19 $\pm$ 0,15	12,32	0,45
F20	100	17,89 $\pm$ 0,20	3,88	1,97 $\pm$ 0,14	11,01	0,35
F21	88	17,30 $\pm$ 0,21	3,89	1,97 $\pm$ 0,15	11,39	0,42
F22	78	18,22 $\pm$ 0,20	3,17	1,78 $\pm$ 0,14	9,77	0,41
F23	88	17,20 $\pm$ 0,29	7,43	2,72 $\pm$ 0,21	15,81	0,59
F24	94	16,36 $\pm$ 0,26	6,27	2,50 $\pm$ 0,18	15,28	0,55
F25	68	16,13 $\pm$ 0,27	5,11	2,26 $\pm$ 0,19	14,01	0,26
F26	94	17,12 $\pm$ 0,23	5,19	2,27 $\pm$ 0,17	13,26	0,36
F27	52	16,69 $\pm$ 0,32	5,48	2,34 $\pm$ 0,23	14,02	0,27
F28	64	16,88 $\pm$ 0,28	4,87	2,21 $\pm$ 0,20	13,09	0,28
F29	84	17,23 $\pm$ 0,24	4,80	2,19 $\pm$ 0,17	12,71	0,23
F34	78	16,64 $\pm$ 0,23	4,26	2,06 $\pm$ 0,16	12,38	0,30
F35	62	16,18 $\pm$ 0,21	2,82	1,67 $\pm$ 0,15	10,32	0,35

$\bar{Fm}$ min. = F25; $\bar{m}$ min. = 16,13; % $\bar{m}$ min. = 16; $\bar{m}$ 5 d.g. = 16,72; % $\bar{m}$ 5 d.g. = 12; $\bar{\sigma}^2$ = 4,51; $\bar{V}$ = 11,49; $\bar{\rho}$ = 0,31; h^2 = (-) 0,10; % stér. = 10,52; % 1 ov. = 5,97.

Lignée élevée en bouteilles après

3 mois	88	16,53 $\pm$ 0,19	3,23	1,79 $\pm$ 0,13	10,83	0,17
12 mois	60	16,27 $\pm$ 0,19	2,23	1,49 $\pm$ 0,16	9,18	0,13
16 mois	98	16,06 $\pm$ 0,28	5,84	2,42 $\pm$ 0,20	15,06	0,61
38 mois	100	19,12 $\pm$ 0,24	5,63	2,37 $\pm$ 0,17	12,40	0,30
8 ans	100	21,45 $\pm$ 0,21	4,57	2,14 $\pm$ 0,15	9,96	-0,03

Dès la F4, a été constatée l'apparition de mouches portant un seul ovaire fonctionnel, l'autre ovaire, atrophié, n'étant plus représenté que par de rares filaments dépourvus de cellules reproductrices. Ces mouches à un ovaire sont réapparues à la F15, puis, presque sans interruption, à partir de la F21; leur fréquence

a été sur l'ensemble de l'expérience de 5,97 % et, à partir de la F21, de 16 %.

Chez ces mouches aberrantes, le nombre d'ovarioles dans l'ovaire unique, pourtant hypertrophié, est comparable à celui que l'on observe dans chacun des ovaires des mouches normales. Cependant, il n'a pas été tenu compte des mouches à un seul ovaire dans les calculs effectués sur toutes les générations des diverses expériences où elles sont apparues.

Pendant la sélection descendante D1A, la variance présente des valeurs assez faibles, sauf à la F6. En excluant la valeur correspondante, la variance moyenne est de 4,51; en fin de sélection sa valeur est à nouveau très voisine de celle de P1. Le coefficient de variation présente de fortes oscillations, sa moyenne valant 11,49.

Le coefficient de corrélation droite-gauche présente des fluctuations importantes et irrégulières; ses valeurs sont souvent non significatives; sa moyenne générale, d'ailleurs, est à peine significative (0,31).

La valeur de l'héritabilité réalisée, appréciée sur les 35 générations, est de $(-)$ 0,10.

Comme pour la lignée montante, mais plus intensément, la fertilité de la lignée descendante s'est trouvée réduite: la descendance des femelles de cette lignée, pour les cinq premiers jours de ponte, n'atteint que les 66 centièmes de celle de la population témoin MST1, la réduction étant presque de moitié si l'on considère la descendance des femelles pour toute leur durée de vie.

Fertilité de dix femelles:

	<i>Cinq premiers jours</i>	<i>Descendance totale</i>
MST1	3 586	9 955
D1A	2 376 soit 66 %	5 223 soit 55 %

Evolution de la lignée D1A après la fin de l'expérience de sélection descendante (fig. 6).

Conservée en bouteilles, la lignée descendante D1A est restée stable pendant 16 mois montrant une stérilité aussi forte que lors des dernières générations sélectionnées, sa variabilité demeurant très faible. Après 38 mois, elle a retrouvé le niveau de la population dont elle était issue et la stérilité semble avoir nettement diminué. Après huit ans, un dénombrement donne une moyenne du nombre

d'ovarioles encore plus élevée, mais la variabilité demeure faible et le coefficient de corrélation droite-gauche est négatif; la moyenne de ce dernier paramètre, pour les cinq dénombrements effectués pendant l'élevage en bouteilles, n'est pas significative (0,24).

La lignée D1A n'avait pas atteint, à la fin de l'expérience de sélection, un taux d'homozgotie très élevé puisque la moyenne reprend ultérieurement sa valeur initiale.

La sélection descendante, bien qu'elle se soit avérée beaucoup moins efficace que la sélection montante, a entraîné, plus que cette dernière, une stérilité importante et très persistante et la réalisation de combinaisons génétiques défavorables, responsables notamment de l'apparition d'individus aberrants susceptibles de faire baisser le taux de reproduction.

Des expériences complémentaires, destinées à préciser l'évolution du nombre d'ovarioles lorsque la sélection (montante ou descendante) est interrompue ou inversée en cours d'expérience à un moment où les moyennes maximales ou minimales n'étaient pas encore réalisées, ont été entreprises.

2. — *Résultats complémentaires concernant les premières expériences de sélection sur MST1*

a) *Evolution de la lignée descendante suivie sans sélection à partir de la F21, lignée DIS* (tableau IIIa, fig. 3). — A partir de la F21 de la sélection descendante, une partie de la lignée D1A a été soustraite à cette sélection: elle constitue la lignée DIS. Les conditions d'élevage sont demeurées identiques (milieu maïs, 25 °C, un couple par bouteille), mais ce sont des couples prélevés au hasard dans la descendance (et non plus les descendants des femelles ayant le plus petit nombre d'ovarioles) qui ont été répartis, à chaque génération, dans 50 bouteilles. Ces conditions qui préservent les mouches de toute concurrence sont donc bien différentes de celles auxquelles sont soumises les *Drosophiles* dans l'élevage standard en bouteilles.

La stérilité qui avait été rencontrée précédemment n'a nullement régressé et les dénombrements n'ont pu être effectués que rarement sur 100 ovaires. La fréquence des femelles à un seul ovaire est de 6,82 % et pendant cinq générations consécutives (entre F28 et F34) aucun dénombrement n'a pu être fait ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Les générations indiquées sur le tableau IIIa correspondent à celles de la lignée D1A pour lesquelles la sélection a été continuée.

TABLEAU III a. MST1. Lignée descendante suivie sans sélection à partir de la F21 : DIS

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
F21	88	17,30 $\pm$ 0,21	3,89	1,97 $\pm$ 0,15	11,39	0,42
(F24)	100	16,85 $\pm$ 0,17	2,77	1,66 $\pm$ 0,12	9,85	0,31
(F26)	78	17,47 $\pm$ 0,24	4,46	2,11 $\pm$ 0,17	12,08	0,35
(F28)	50	16,26 $\pm$ 0,25	3,03	1,74 $\pm$ 0,17	10,70	-0,05
(F34)	100	19,88 $\pm$ 0,32	10,37	3,22 $\pm$ 0,23	16,20	0,59

$\bar{\sigma}^2 = 5,16$; $\bar{V} = 12,21$; $\bar{\rho} = 0,32$; stérilité = 10 dén. + 18 %; % 1 ov. = 6,82.

Lignée élevée en bouteilles après

3 mois	100	19,70 $\pm$ 0,39	15,37	3,92 $\pm$ 0,28	19,95	0,42
12 mois	100	16,29 $\pm$ 0,27	7,43	2,73 $\pm$ 0,19	16,76	0,40
38 mois	100	20,97 $\pm$ 0,28	7,63	2,76 $\pm$ 0,20	13,16	0,26
8 ans	100	24,78 $\pm$ 0,30	8,75	2,96 $\pm$ 0,21	11,94	0,36

Jusqu'à la F28, la moyenne est restée proche de celle de la F21 avec quelques oscillations et une variabilité extrêmement faible. Mais à la F34, la moyenne était remontée et atteignait une valeur voisine de celle de la population originelle; la variance et le coefficient de variation qui avaient présenté pendant toute l'expérience des valeurs très moyennes montraient, à la F34, une augmentation sensible. La moyenne du coefficient de variation (12,21) est très comparable à celle de la sélection descendante.

Au cours de cette expérience, la moyenne du coefficient de corrélation droite-gauche est de 0,32, compte tenu du dénombrement où ce paramètre est négatif.

Malgré les perturbations affectant la lignée DIS, c'est donc en treize générations que l'arrêt de la sélection l'a conduite à rétablir la moyenne de la population d'origine. Mais si le retour à l'état initial est ainsi réalisé en ce qui concerne le nombre des ovarioles, la lignée n'est pas pour autant semblable à ce qu'elle était au départ. On peut estimer qu'à la F21 l'homogénéité de la lignée n'était pas atteinte et que si la sélection descendante s'est avérée très peu efficace quant au nombre absolu d'ovarioles, elle ne s'en est pas moins traduite, sur le plan physiologique, par une modification considérable de la structure de la lignée, entraînant l'apparition de mouches aberrantes et d'une très forte stérilité.

Conservée ultérieurement en bouteilles dans les conditions standard avec concurrence, la lignée D1S montre, en ce qui concerne la moyenne du nombre d'ovarioles, une grande stabilité après trois mois, la variabilité étant cependant un peu plus élevée (fig. 6).

Après un an, la moyenne présente une diminution sensible en même temps que la variabilité devient plus faible. Mais lors d'un dénombrement effectué après 38 mois, la moyenne a notablement remonté, présentant une valeur significativement plus élevée que celle de la génération de départ ($t = 5,70$).

Cette remontée de la moyenne semble progressive et, à un dernier dénombrement après huit ans correspond une moyenne nettement plus élevée que celle de la population d'origine, alors que la variabilité a légèrement diminué. Le coefficient de corrélation droite-gauche est resté assez stable. Une observation comparable a été faite sur la lignée descendante D1A après huit ans d'élevage en bouteilles.

b) *Sélection descendante à partir de la F21 de la lignée montante: lignée MID (tableau IIIb, fig. 3).* — En raison des effets relative-

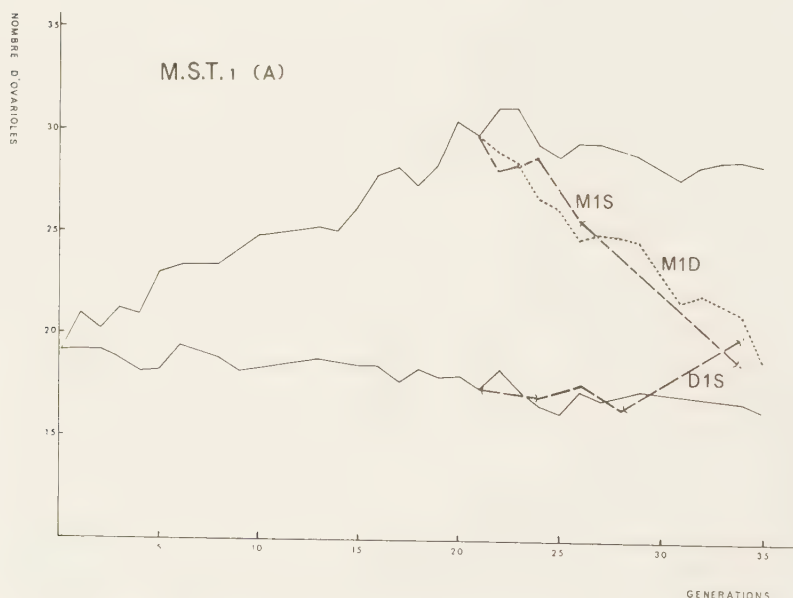


FIG. 3. Évolution des lignées montante M1S, descendante D1S, suivies sans sélection à partir de la F21 et sélection descendante à partir de la F21 de la lignée montante MID.

TABLEAU III b. MST1. Sélection descendante à partir de la F21 de la lignée montante : M1D

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
F21	100	29,56 $\pm$ 0,41	16,98	4,08 $\pm$ 0,29	13,80	0,15
(F22)	100	28,77 $\pm$ 0,48	22,64	4,75 $\pm$ 0,34	16,51	0,40
(F23)	100	28,30 $\pm$ 0,35	12,43	3,52 $\pm$ 0,25	12,44	0,54
(F24)	100	26,59 $\pm$ 0,39	14,96	3,86 $\pm$ 0,27	14,52	0,32
(F25)	100	26,05 $\pm$ 0,40	16,25	4,03 $\pm$ 0,28	15,47	0,54
(F26)	100	24,50 $\pm$ 0,31	9,87	3,14 $\pm$ 0,22	12,82	0,26
(F27)	100	24,76 $\pm$ 0,34	11,42	3,37 $\pm$ 0,24	13,61	0,52
(F28)	100	24,71 $\pm$ 0,33	10,89	3,30 $\pm$ 0,23	13,35	0,60
(F29)	94	24,35 $\pm$ 0,32	9,76	3,12 $\pm$ 0,23	12,81	0,46
(F31)	100	21,52 $\pm$ 0,32	9,97	3,15 $\pm$ 0,22	14,64	0,62
(F32)	100	21,74 $\pm$ 0,27	7,45	2,72 $\pm$ 0,19	12,51	0,34
(F33)	100	21,41 $\pm$ 0,33	10,33	3,21 $\pm$ 0,23	14,99	0,45
(F34)	66	20,88 $\pm$ 0,39	10,17	3,18 $\pm$ 0,28	15,23	0,71
(F35)	44	18,66 $\pm$ 0,38	6,26	2,50 $\pm$ 0,27	13,40	0,27

$\sigma^2 = 11,80$; $\bar{V} = 14,07$; $\bar{\rho} = 0,44$; % stér. = 17 à partir de la F29; % 1 ov. = 18 à partir de la F32.

Lignée élevée en bouteilles après

3 mois	80	20,17 $\pm$ 0,31	7,60	2,75 $\pm$ 0,22	13,63	0,52
12 mois	84	19,52 $\pm$ 0,33	9,29	3,05 $\pm$ 0,24	15,63	0,52
38 mois	100	19,78 $\pm$ 0,22	4,79	2,19 $\pm$ 0,15	11,07	0,27
8 ans	100	20,78 $\pm$ 0,21	4,55	2,13 $\pm$ 0,15	10,26	0,28

ment faibles exercés sur le nombre d'ovarioles par la sélection descendante, il n'a pas semblé utile d'entreprendre une expérience de sélection montante à partir de la lignée D1A. Mais à la F21 de la lignée M1A, une sélection inversée a été effectuée à partir de la lignée montante afin d'apprécier le nombre de générations nécessaires à un retour à la moyenne initiale.

Cette sélection a été efficace; la moyenne de la lignée M1D a progressivement baissé, mais ce n'est qu'à la F35, soit après 14 générations de sélection descendante, qu'elle a retrouvé le niveau de la génération parentale. La diminution est, à la F35, de 37 % par rapport à la F21, mais elle n'est plus que de 31 % si l'on considère les trois dernières générations.

Dans l'ensemble le coefficient de variation est resté assez stable; sa moyenne (14,07) est légèrement plus élevée que celle de la lignée M1A (13,09). Le coefficient de corrélation droite-gauche dans cette lignée M1D est légèrement plus élevé que dans la lignée M1A.

Une stérilité s'est manifestée à plusieurs reprises; faible à la F29, elle est devenue très importante à la F34 et a atteint 51 % à la F35. Tous les dénombrements ont pourtant pu être effectués ⁽¹⁾. Lors des deux dernières générations, des femelles à un seul ovaire sont apparues avec une fréquence élevée (18 %).

Elevée en bouteilles après la F35, la lignée M1D a conservé, même après huit années, les caractéristiques très proches de celles qui étaient réalisées entre la F33 et la F35; sa variabilité est devenue très faible et le coefficient de corrélation droite-gauche présente pour les deux derniers dénombrements des valeurs à peine significatives. La stérilité qui restait manifeste dans les dénombrements effectués après 12 mois semble avoir disparu par la suite.

c) *Evolution de la lignée montante suivie sans sélection à partir de la F21: lignée M1S* (tableau IIIc, fig. 3). — Dès l'interruption, à la F21, de la sélection montante (M1A), la stérilité qui était demeurée très faible jusque-là s'est révélée d'emblée extrêmement importante, atteignant dès le premier dénombrement un taux de 48 %. De plus, des femelles à un seul ovaire ont commencé à apparaître dès le second dénombrement, leur fréquence moyenne étant de 4,48 %. Par la suite, la stérilité est restée d'une intensité

TABLEAU III c. MST1. Lignée montante suivie sans sélection à partir de la F21 : M1S

	N	m	σ^2	6	V	ρ
F21	100	29,56 + 0,41	16,98	4,08 + 0,29	13,80	0,15
(F22)	52	27,90 ± 0,69	25,13	5,01 ± 0,49	17,96	0,50
(F23)	68	28,18 ± 0,55	20,50	4,52 ± 0,39	16,04	0,60
(F24)	94	28,59 ± 0,55	28,04	5,29 ± 0,39	18,50	0,66
(F26)	70	25,61 ± 0,68	31,95	5,65 ± 0,48	22,06	0,78
(F34)	100	18,51 ± 0,29	8,57	2,92 ± 0,21	15,78	0,49

$\bar{\sigma}^2 = 22,84$; $\bar{V} = 18,07$; $\bar{\rho} = 0,53$; stérilité = 9 dén. + 23,20 %; % 1 ov. = 4,48.

Lignée élevée en bouteilles après

3 mois	76	17,01 ± 0,28	5,83	2,41 ± 0,20	14,17	0,61
12 mois	100	21,77 ± 0,22	4,89	2,20 ± 0,16	10,11	0,49
38 mois	100	27,25 ± 0,40	15,82	3,98 ± 0,28	14,59	0,12
8 ans	100	22,50 ± 0,28	7,71	2,78 ± 0,20	12,34	0,39

⁽¹⁾ C'est pour des raisons personnelles de santé, déjà évoquées, que la F30 n'a pas été dénombrée.

telle que neuf des quatorze dénombrements n'ont pu être effectués; en effet, pour sept générations successives, les 50 femelles prises au hasard dans la descendance précédente n'ont même plus assuré la production des 50 couples nécessaires à l'examen de la génération suivante.

Pendant les trois premières générations, la moyenne est restée stationnaire à un niveau légèrement inférieur à celui de la F21. A la F26, la moyenne a diminué et a atteint à la F34 un niveau comparable à celui de la population d'origine, la diminution par rapport à la F21 étant de 37 %.

Pendant toute l'expérience M1S, la variabilité (18,07) et le coefficient de corrélation droite-gauche (0,53) ont été très élevés.

A la F34, la lignée M1S a retrouvé un nombre d'ovarioles comparable à celui de la population témoin. Mais après trois mois d'élevage en bouteilles (fig. 6), elle montre une nouvelle diminution de sa moyenne avec une baisse de la variabilité et une stérilité toujours élevée; après un an, on assiste à une remontée de la moyenne, la variance demeurant toujours très faible; cette remontée est encore plus flagrante après 38 mois, sa moyenne et sa variance se rapprochant alors de celles de la F21 dont cette lignée était issue; mais la stérilité semble avoir disparu.

Au dernier dénombrement effectué après huit années correspond une moyenne nettement plus basse que celle du décompte du 38^e mois, mais cependant légèrement plus élevée que celle du dénombrement effectué après 12 mois. Il semble donc que la lignée ait eu tendance à retrouver temporairement la valeur qu'elle avait à la F21, mais se soit fixée après plusieurs années à une valeur se rapprochant davantage de la population d'origine. La moyenne du coefficient de corrélation droite-gauche, pour ces quatre dénombrements, présente une nette diminution par rapport à celle observée précédemment. Jusqu'à présent, nous avons constaté qu'une lignée sélectionnée puis élevée en bouteilles, ou bien demeurait stable et conservait le bénéfice de la sélection (cas de la lignée M1A), ou bien retrouvait ses caractéristiques initiales (cas des lignées D1A, D1S et M1D). Les variations très importantes et inhabituelles du nombre d'ovarioles, dans le cas de la lignée M1S, posent un problème difficile.

Il est probable que l'affaiblissement de la souche précédemment mentionnée soit responsable de la diminution du nombre d'ovarioles observée à la F34 et lors du premier dénombrement effectué

sur la lignée élevée en bouteilles. Toutefois cet affaiblissement n'est nullement définitif puisque la lignée MIS, élevée en bouteilles, récupère après un temps suffisamment long une certaine vigueur, sa moyenne tendant vers le niveau de la F21; ceci prouve que la sélection montante avait été réellement efficace. On doit remarquer, en outre, que c'est au cours des 13 générations entretenues sans sélection que se manifeste la diminution du nombre d'ovarioles et on peut admettre que, malgré le transfert en bouteilles dans des conditions où règne une importante concurrence larvaire, la tendance qui s'était précédemment manifestée se soit temporairement maintenue. Mais très rapidement, la concurrence a, au contraire, joué en faveur des mouches possédant un nombre d'ovarioles élevé, conformément à ce que nous avons observé sur les populations d'origine MST2.

Les observations résumées ci-dessus prouvent que la sélection montante poursuivie pendant 21 générations, bien qu'elle n'ait apparemment provoqué aucune perturbation importante, avait en fait entraîné dans la lignée M1A une accumulation de combinaisons génétiques néfastes : celles-ci sont la cause de la nette dégradation observée dans la lignée MIS, dégradation qui se traduit par une diminution de la moyenne du nombre d'ovarioles, par une stérilité manifeste et par l'apparition de mouches à un seul ovaire.

d) *Croisements entre la lignée montante et la lignée descendante* (tableau IV, fig. 4). — Afin de préciser le déterminisme génétique du caractère « nombre d'ovarioles » dans la population MST1, des croisements ont été faits entre la lignée montante et la lignée descendante, à la F21 et à la F27.

Si l'on suppose que les gènes responsables ont des effets strictement additifs, la moyenne du nombre d'ovarioles, pour les première et seconde générations issues de tels croisements, ne doit pas différer significativement du nombre correspondant au

parent moyen $\bar{P} = \frac{P1 + P2}{2}$, les croisements en retour BC1 | et BC2 devant se situer respectivement à mi-distance entre P et P1 ou P2.

Croisements effectués à la F21. — Le nombre d'ovarioles de la F1 est significativement inférieur à la valeur moyenne attendue ($t = 2,22$); sa variance et son coefficient de variation sont parti-

TABLEAU IV. MST1. Croisement lignée montante par lignée descendante à la F21.

	N	m	σ^2	σ	V
P1	50	30,16 $\pm$ 0,60	18,29	4,27 $\pm$ 0,43	14,16
P2	50	17,76 $\pm$ 0,30	4,58	2,14 $\pm$ 0,21	12,05
F1(23, 96)	100	22,49 $\pm$ 0,46	21,09	4,59 $\pm$ 0,32	20,41
F2	100	23,17 $\pm$ 0,42	17,60	4,19 $\pm$ 0,30	18,08
BC1	100	25,80 $\pm$ 0,47	22,12	4,70 $\pm$ 0,33	18,22
BC2	100	18,14 $\pm$ 0,22	4,88	2,21 $\pm$ 0,16	12,18

Croisement lignée montante par lignée descendante à la F27

P1	24	27,79 $\pm$ 0,55	7,34	2,71 $\pm$ 0,39	9,75
P2	22	15,91 $\pm$ 0,29	1,90	1,38 $\pm$ 0,21	8,83
F1(21, 85)	96	20,80 $\pm$ 0,25	6,11	2,47 $\pm$ 0,18	11,88
F2	100	23,61 $\pm$ 0,33	11,18	3,34 $\pm$ 0,24	14,15
BC1	100	22,19 $\pm$ 0,34	11,89	3,44 $\pm$ 0,24	15,50
BC2	100	18,89 $\pm$ 0,23	5,36	2,31 $\pm$ 0,16	12,23
F5	70	22,36 $\pm$ 0,44	13,76	3,71 $\pm$ 0,31	16,59
F6	100	22,85 $\pm$ 0,25	6,07	2,46 $\pm$ 0,17	10,77

Lignée élevée en bouteilles après

3 mois	84	22,62 $\pm$ 0,31	7,94	2,81 $\pm$ 0,22	12,42
12 mois	100	20,37 $\pm$ 0,26	6,65	2,58 $\pm$ 0,18	12,67
38 mois	100	24,20 $\pm$ 0,27	7,54	2,75 $\pm$ 0,19	11,35
8 ans	100	25,64 $\pm$ 0,35	12,07	3,47 $\pm$ 0,25	13,55

culièrement élevés. Pour la F2, le nombre d'ovarioles est au contraire très voisin de la moyenne théorique. En ce qui concerne les croisements en retour, on constate une bonne concordance avec le résultat escompté pour BC1, mais pour BC2, une valeur inférieure à celle qui était attendue.

Il est intéressant de constater que dans tous les cas, même lorsque les différences ne sont pas significatives, les moyennes observées sont toujours inférieures aux prévisions théoriques. Le résultat semble indiquer que l'additivité des effets géniques n'est pas totale, toute estimation de la variance additive étant donc *a priori* sujette à caution.

Les résultats obtenus par application d'une formule de WRIGHT (1952):

$$h = \frac{R^2}{8 \sigma^2 G}$$

où R représente la différence entre les moyennes parentales et $\sigma^2 G = 2 \sigma^2 F2 - (\sigma^2_{BC1} + \sigma^2_{BC2})$

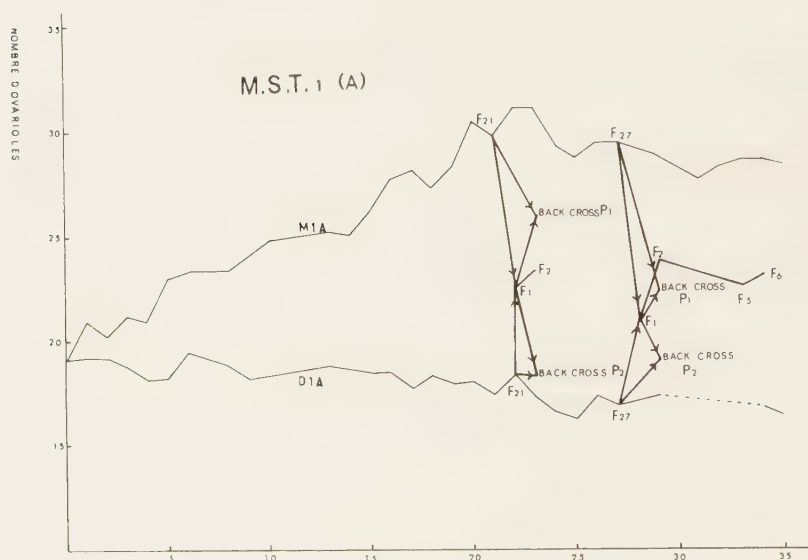


FIG. 4. Croisements entre la lignée montante et la lignée descendante effectués à la F21 et à la F27 sur MST1.

permettent d'estimer à deux ou trois le nombre de gènes qui conditionnent le caractère « nombre d'ovarioles ».

On peut penser que seule une ségrégation chromosomique a pu se manifester, l'absence de crossing over chez les mâles parvenant à masquer les recombinaisons qui surviennent chez les femelles.

Croisements effectués à la F27. — Pour la F1, la moyenne est significativement inférieure à $\bar{P}$ ($t = 2,06$); la variance est assez faible, contrairement à celle des croisements effectués à la F21.

La moyenne de la F2 est légèrement supérieure à $\bar{P}$.

Pour les croisements en retour, celle de BC1 est inférieure à la moyenne théorique alors que celle de BC2 en est très proche. D'une façon générale, les coefficients de variation sont plus faibles dans cette seconde série de croisements.

Pour les générations F5 et F6, les moyennes intermédiaires entre celles de F1 et de F2 sont voisines de $\bar{P}$; la variabilité devient très faible à la F6.

La lignée constituée à partir de la F6, élevée en bouteilles, a montré après 38 mois une élévation du nombre d'ovarioles qui s'est accentuée ultérieurement.

D'après les résultats de cette seconde série de croisements, le nombre de gènes déterminant le nombre d'ovarioles, évalué par la formule de Wright, serait de trois ou quatre.

L'estimation de l'héritabilité pour les deux lignées croisées à la F27 permet une évaluation, sans doute entachée d'une erreur en raison de la non-additivité totale des actions géniques, de la variance additive VA, d'après la formule :

$$h^2 = \frac{1/2 \text{ VA}}{6^2 \text{ F2}}$$

d'où
$$\text{VA} = 2 (h^2 \times 6^2 \text{F2})$$

On obtient pour l'expérience présente une variance additive de 4,70. En fonction de cette variance la formule de MATHIER (1949) :

$$k = \frac{\left(\frac{P1 - P2}{2} \right)^2}{\text{VA}}$$

permet une seconde estimation du nombre de gènes mis en cause. Son application conduit à un nombre probable de 7 ou 8 gènes. De toutes manières, il semble que le caractère « nombre d'ovarioles » soit contrôlé par un nombre restreint de gènes réellement efficaces, l'hypothèse de l'existence de gènes plus nombreux mais n'exerçant qu'une action mineure ne pouvant évidemment être rejetée *a priori*.

e) *Evolution de la lignée descendante mise en dénomètre : population MST11* (tableau V, fig. 5). — La moitié des mouches issues de la dernière génération de la sélection descendante DIA (F35) a été conservée en bouteilles; à partir des autres individus a été constituée une nouvelle population MST11 soumise à la concurrence alimentaire normale en cages à population. Un premier dénombrement n'a pu être effectué sur cette population que trois mois après sa fondation; sa moyenne présente une augmentation significative ($t = 2,88$) par rapport à la F35. La moyenne continue de remonter au cours des générations suivantes, et, au 252^e jour (soit environ 21 générations) atteint le niveau de la population MST1. Pour les cinq dénombrements ultérieurs, le chiffre moyen du nombre d'ovarioles reste très proche (19,63) de celui de MST1. Le coefficient de variation moyen est légèrement supérieur et le coefficient de corrélation droite-gauche sensiblement égal aux valeurs correspondantes établies sur cette population témoin.

TABLEAU V. Evolution de la lignée descendante mise en démomètre: lignée MST11

Nombre de jours	N	m	σ^2	σ	V	ρ
1(F35)	62	16,18 $\pm$ 0,21	2,82	1,67 $\pm$ 0,25	10,32	0,35
96	94	16,93 $\pm$ 0,15	2,17	1,47 $\pm$ 0,11	8,68	-0,04
110	52	16,81 $\pm$ 0,23	2,72	1,64 $\pm$ 0,16	9,76	0,49
119	100	17,36 $\pm$ 0,19	3,65	1,91 $\pm$ 0,14	11,00	0,18
161	76	18,52 $\pm$ 0,25	4,69	2,16 $\pm$ 0,18	11,66	0,40
189	100	17,70 $\pm$ 0,17	2,97	1,72 $\pm$ 0,12	9,72	0,18
203	84	18,84 $\pm$ 0,18	2,83	1,68 $\pm$ 0,13	8,92	0,33
217	100	18,90 $\pm$ 0,19	3,69	1,92 $\pm$ 0,14	10,16	0,48
231	66	18,19 $\pm$ 0,21	2,98	1,72 $\pm$ 0,15	9,46	0,21
245	100	18,08 $\pm$ 0,19	3,73	1,93 $\pm$ 0,14	10,67	0,38
252	100	19,46 $\pm$ 0,31	9,43	3,07 $\pm$ 0,22	15,78	0,72
266	100	20,98 $\pm$ 0,22	4,67	2,16 $\pm$ 0,15	10,30	0,27
272	100	18,69 $\pm$ 0,26	6,60	2,57 $\pm$ 0,18	13,75	0,47
284	70	19,90 $\pm$ 0,30	6,35	2,52 $\pm$ 0,21	12,66	0,62
298	100	18,76 $\pm$ 0,15	2,18	1,48 $\pm$ 0,10	7,87	0,39
312	100	19,98 $\pm$ 0,21	4,24	2,06 $\pm$ 0,14	10,31	0,46

$\bar{\sigma}^2 = 3,98$. $V = 10,50$. $\rho = 0,37$.

Il semble donc que la lignée MST11, placée en cage à population, soit revenue au niveau initial de MST1 en 21 générations, alors qu'après 16 mois d'élevage en bouteilles la lignée descendante D1A avait conservé le niveau auquel l'avait conduit la sélection.

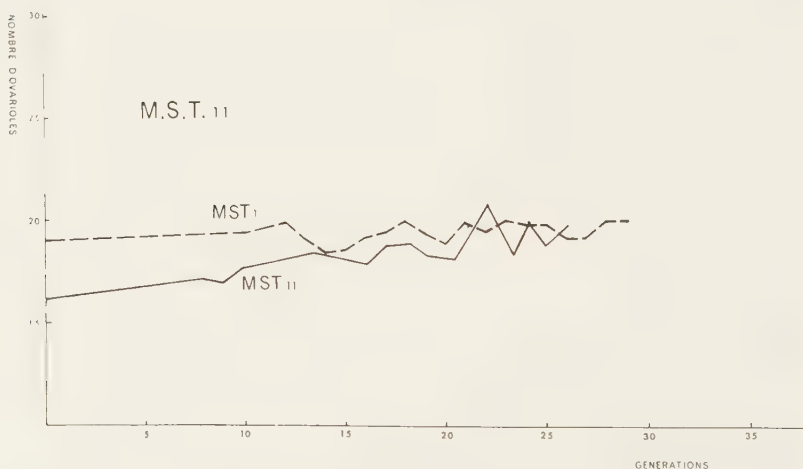


FIG. 5. Évolution de la lignée descendante D1A mise en démomètre à la F35: population MST11.

Cependant, la forte stérilité, rencontrée dans la lignée D1S suivie sans sélection à partir de la F21, s'est également manifestée dans la population MST11, dont l'effectif a toujours été très réduit et qui, après une trentaine de générations, n'a pu être conservée.

f) *Nouveaux essais de sélections à partir des lignées M1A et D1A élevées en bouteilles après la F35* (tableau VI, fig. 6). — Elevée en bouteilles après 35 générations de sélection montante, la lignée M1A a témoigné d'un certain équilibre génétique; il est cependant vraisemblable que des mutations se sont produites dans les petites populations ainsi constituées, suivies sans sélection expérimentale pendant des mois; malgré l'évolution sans doute très lente qu'elles entraînent, les lignées doivent finir par se stabiliser à nouveau.

De nouveaux essais de sélection ont été effectués sur les lignées M1A et D1A élevées pendant 16 mois en bouteilles (donc sans sélection expérimentale) après la F35, afin de voir si, après ce temps de repos, la sélection serait encore efficace et pourrait même conduire à des valeurs extrêmes dépassant les résultats obtenus lors des premières sélections. Ces expériences ont malheureusement été entreprises avant que les lignées ne soient stabilisées.

fa) *Nouvel essai de sélection montante à partir de la lignée M1A: lignée M1Ab* (tableau VI, fig. 6). — Au moment où ce nouvel essai a été entrepris, la lignée M1A était encore très voisine du niveau qu'elle avait atteint après 35 générations de sélection montante. Mais sa variance et son coefficient de variation étaient beaucoup plus élevés que pendant la sélection.

TABLEAU VI. Nouvelle sélection montante à partir de la lignée M1A élevée en bouteilles: lignée M1Ab

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P	82	27,17 $\pm$ 0,56	25,71	5,07 $\pm$ 0,40	18,66	0,73
F1	64	25,88 $\pm$ 0,43	11,69	3,41 $\pm$ 0,30	13,18	0,26

Nouvelle sélection descendante à partir de la lignée descendante D1A élevée en bouteilles : lignée D1Ab

P	98	16,06 $\pm$ 0,28	5,84	2,42 $\pm$ 0,20	15,06	0,61
F1	66	15,98 $\pm$ 0,22	3,22	1,79 $\pm$ 0,16	11,20	0,02
F2	76	15,62 $\pm$ 0,21	3,45	1,86 $\pm$ 0,15	11,89	0,14

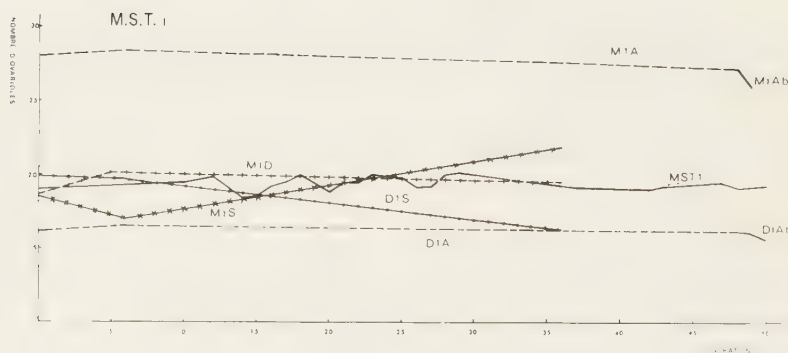


FIG. 6. Évolution des lignées montante M1A, descendante DIA, montante et descendante suivies sans sélection à partir de la F21, M1S et D1S, descendante à partir de la lignée montante M1D et de la population témoin MST1 après la fin de la première expérience de sélection pendant 12 mois. Nouvel essai de sélection montante M1Ab et descendante D1Ab à partir des lignées M1A et DIA.

On note à la F1 une stérilité très élevée et un taux de femelles à un seul ovaire atteignant 15%. Au lieu d'augmenter, la moyenne diminue de façon significative, la variance et le coefficient de variation étant redevenus plus normaux.

Aucune donnée n'a pu être recueillie en ce qui concerne la F2, toutes les femelles ayant été stériles.

fb) Nouvel essai de sélection descendante à partir de la lignée DIA: lignée D1Ab (tableau VI, fig. 6). — La lignée DIA est restée très stable après 16 mois d'élevage en bouteilles, sa moyenne étant très voisine de celle qui correspond à la F35. Sa variance est toutefois sensiblement accrue; la lignée continue à présenter une certaine stérilité, beaucoup plus faible toutefois que celle qui avait été obtenue au cours de la sélection.

Lors des deux générations de la nouvelle sélection descendante, on ne constate pas de diminution significative de la moyenne; les variances sont du même ordre de grandeur que celles des précédents dénombrements. Le nombre de femelles pourvues d'un seul ovaire est élevé, atteignant 39%, et la stérilité est très forte.

Comme pour la lignée montante, la sélection a dû être interrompue très rapidement, la stérilité devenant par trop importante.

Ces quelques résultats montrent que ces deux lignées M1A et DIA avaient acquis, en réponse aux sélections expérimentales auxquelles elles avaient été soumises, une assez grande homogénéité. Mais la stérilité provoquée par ces premières sélections

n'a pas suffisamment régressé au cours des 16 mois durant lesquels les lignées ont été suivies sans sélection pour permettre le succès d'une sélection complémentaire.

CONCLUSIONS DES PREMIÈRES EXPÉRIENCES PORTANT SUR LA POPULATION MST1

L'analyse des premières expériences de sélection portant sur la population MST1 conduit aux conclusions suivantes :

a) On remarque une asymétrie très accusée des réponses aux sélections: la sélection descendante a entraîné une diminution maximale de 16 % du nombre d'ovarioles en 25 générations, alors que la sélection montante a permis en 23 générations une progression de 62 %. La variabilité et le coefficient de corrélation droite-gauche sont plus élevés pour la sélection montante. L'asymétrie est d'ailleurs confirmée par l'héritabilité réalisée, qui atteint 0,32 pour la lignée M1A et n'est que de (-) 0,10 pour la lignée D1A.

Ces observations confirment les résultats de travaux antérieurs. F.W. ROBERTSON (1957) avait obtenu en dix générations par sélections effectuées sur une lignée sauvage de *D. melanogaster*, d'une part, une diminution de 14 %, et d'autre part, une augmentation de 39 % par rapport au niveau d'origine; FREYTET (1959), partant d'un croisement entre une souche française et une souche japonaise, était parvenue, également en dix générations, à un gain de 93 % et à une réduction de 31 %.

La disparité de ces résultats n'a rien de surprenant; les réponses aux sélections dépendent évidemment de la structure génotypique des souches sur lesquelles portent ces sélections.

Il semble logique de considérer avec ROBERTSON que l'asymétrie constatée chez les Drosophiles dans les réponses aux sélections montante et descendante s'interprète par le fait qu'un grand nombre d'ovarioles ne saurait nuire à la pérennité des populations, alors qu'un nombre inférieur à un minimum physiologique entraînerait à plus ou moins brève échéance une disparition des mouches ainsi déshéritées. Toutefois, nous verrons ultérieurement que l'asymétrie est largement fonction de l'échantillon utilisé et que le nombre minimum d'ovarioles réalisé par la sélection descendante, dans cette première expérience, est loin de constituer la limite inférieure compatible avec la survie de la population MST1. Le fait que nos

résultats soient nettement plus proches de ceux de ROBERTSON (qui avait travaillé sur une souche unique) que de ceux de FREYTET, s'explique sans doute par l'homogénéité assez grande des trois souches japonaises dont le mélange est à l'origine de la population MST1.

b) Elevées en bouteilles après 35 générations de sélection, les lignées sont demeurées pendant 16 mois aux niveaux qu'elles avaient atteints pour subir ensuite des évolutions différentes: la lignée M1A a conservé un nombre élevé d'ovarioles, alors que la lignée D1A a retrouvé, au bout de deux ans environ, le nombre d'ovarioles initial et a même dépassé ce nombre après huit ans. Dans les deux cas, la variabilité est alors plus faible que pendant la sélection expérimentale.

Ces résultats montrent que les mouches possédant un nombre d'ovarioles élevé sont avantagées par rapport à celles dont le nombre d'ovarioles est faible.

c) Alors que les sélections avaient presque atteint leur maximum d'efficacité, deux lignées ont été constituées à la F21 de M1A et de D1A et entretenues dans les mêmes conditions qu'au cours des expériences de sélection, mais sans qu'il y ait choix des progéniteurs; ces deux lignées ont retrouvé en 13 générations le niveau de la population témoin MST1. Un résultat analogue a été obtenu à la suite d'une sélection descendante portant sur la lignée M1A.

La variabilité et le coefficient de corrélation droite-gauche de ces trois lignées ont été, d'une façon générale, légèrement plus élevés que dans les lignées à partir desquelles elles avaient été constituées.

Il résulte de ces expériences complémentaires, qu'au moment où elles ont été entreprises, une homozygotie des lignées était encore loin d'être atteinte et que ces lignées, quelque fut leur niveau de départ, tendaient à se rapprocher d'un même nombre moyen d'ovarioles. Toutefois, lorsqu'elles ont été élevées en bouteilles, elles ne se sont pas maintenues à ce niveau et ont montré toutes les trois une tendance vers une augmentation de leur moyenne, plus évidente cependant pour les lignées D1S et M1S. La variabilité des trois lignées a nettement diminué. Cette remontée dans les lignées élevées en bouteilles est vraisemblablement due aux changements des conditions d'élevage entraînant l'intervention secondaire d'une sélection naturelle.

d) Les sélections auxquelles était soumise la population MST1 ont toujours entraîné l'apparition d'une stérilité plus ou moins manifeste.

Cette stérilité s'est révélée beaucoup plus importante dans la lignée descendante que dans la lignée montante; des femelles aberrantes ne possédant qu'un seul ovaire sont apparues dans la lignée DIA pour laquelle on a également constaté une très forte diminution de la fertilité. Cette observation confirme l'avantage des grands nombres d'ovarioles sur les petits nombres.

Alors que la sélection montante ne semblait pas avoir beaucoup perturbé la lignée M1A, la fertilité de celle-ci s'est cependant trouvée réduite d'un tiers environ en fin de sélection. De même, lorsque la lignée a été suivie sans sélection à partir de la F21 (lignée M1S), une très forte stérilité s'est d'emblée manifestée; des femelles à un seul ovaire sont alors apparues avec une fréquence assez élevée.

La stérilité s'est maintenue dans les lignées M1A et DIA élevées en bouteilles au point de rendre impossible, 16 mois après, des essais de sélection complémentaires.

Une stérilité aussi importante que celle qui affectait la lignée M1S s'est manifestée dans la lignée descendante suivie sans sélection, lignée dans laquelle la fréquence des femelles à un seul ovaire a été également assez forte.

Il est d'ailleurs surprenant que la stérilité soit beaucoup moins élevée lorsqu'on effectue une sélection descendante à partir de la lignée montante que lorsque l'on cesse la sélection expérimentale. Les lignées, bien qu'elles aient sensiblement récupéré la même moyenne, présentent donc des différences structurales notables.

Le fait que la variabilité soit beaucoup plus élevée dans la lignée M1S que dans la lignée M1D conduit à supposer que l'arrêt de la sélection expérimentale permet l'apparition d'individus pourvus de nombre d'ovarioles extrêmes, ce qui entraîne une certaine stérilité; au contraire, la poursuite d'une sélection même dans le sens opposé, en réduisant la variabilité, annule en partie les effets néfastes observés lors de l'arrêt de la sélection. La stérilité devient toutefois plus importante lorsque la sélection conduit à de faibles nombres d'ovarioles (cas de la lignée M1D).

e) Des croisements effectués entre la lignée montante et la lignée descendante, à la F21 et à la F27, n'ont pas fourni d'informations très précises sur les caractéristiques génétiques de la population; rappelons cependant que, dans les deux croisements,

la moyenne du nombre d'ovarioles à la F1 a été inférieure à la moyenne théorique des deux lignées parentes. On peut estimer, en fonction de ces croisements, à un chiffre compris entre trois et huit le nombre de gènes conditionnant le caractère « nombre d'ovarioles ».

En résumé, les premières sélections portant sur MST1 ont été efficaces, notamment dans le sens d'une augmentation du nombre d'ovarioles; cependant, même lorsqu'elles ont conduit à un résultat permanent et très durable, elles n'ont pas abouti à des combinaisons stables et harmonieuses, en raison des effets de consanguinité qui ont perturbé la vigueur des lignées.

B. — RÉSULTATS D'AUTRES ESSAIS DE SÉLECTION SUR LA POPULATION MST1

Les essais de sélection, pourtant effectués suivant des protocoles expérimentaux identiques, aboutissent généralement, pour une espèce donnée, à des résultats disparates, au point qu'on leur reproche souvent leur non reproductibilité.

CLAYTON, MORRIS et ROBERTSON (1957) dans des sélections portant sur le nombre de soies abdominales de *D. melanogaster* ont montré que leurs résultats pouvaient différer de 30 % vers la vingtième génération, *suivant les lignées*. Il est en fait prévisible que l'efficacité d'un processus sélectif soit fonction de la structure génotypique réalisée à un moment donné dans une population définie de l'espèce considérée.

TABLEAU VII a. Population témoin pendant la deuxième expérience de sélection MST1.

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
(P)	100	20,16 $\pm$ 0,24	5,94	2,44 $\pm$ 0,17	12,09	0,50
(F1)	100	19,01 $\pm$ 0,19	3,62	1,90 $\pm$ 0,13	10,02	0,47
(F2)	100	19,45 $\pm$ 0,20	3,81	1,95 $\pm$ 0,14	10,03	0,59
(F3)	100	18,99 $\pm$ 0,17	2,85	1,69 $\pm$ 0,12	8,90	0,35
(F5)	100	20,04 $\pm$ 0,27	7,44	2,72 $\pm$ 0,19	13,57	0,64
(F7)	100	19,08 $\pm$ 0,22	4,94	2,22 $\pm$ 0,16	11,64	0,40
(F9)	100	19,40 $\pm$ 0,27	7,48	2,73 $\pm$ 0,19	14,07	0,30
(F10)	100	19,95 $\pm$ 0,21	4,49	2,11 $\pm$ 0,15	10,62	0,45
(F12)	100	19,73 $\pm$ 0,27	7,16	2,67 $\pm$ 0,19	13,53	0,74

$$\bar{m} = 19,53; \bar{\sigma}^2 = 5,30; \bar{V} = 11,43; \bar{\rho} = 0,49.$$

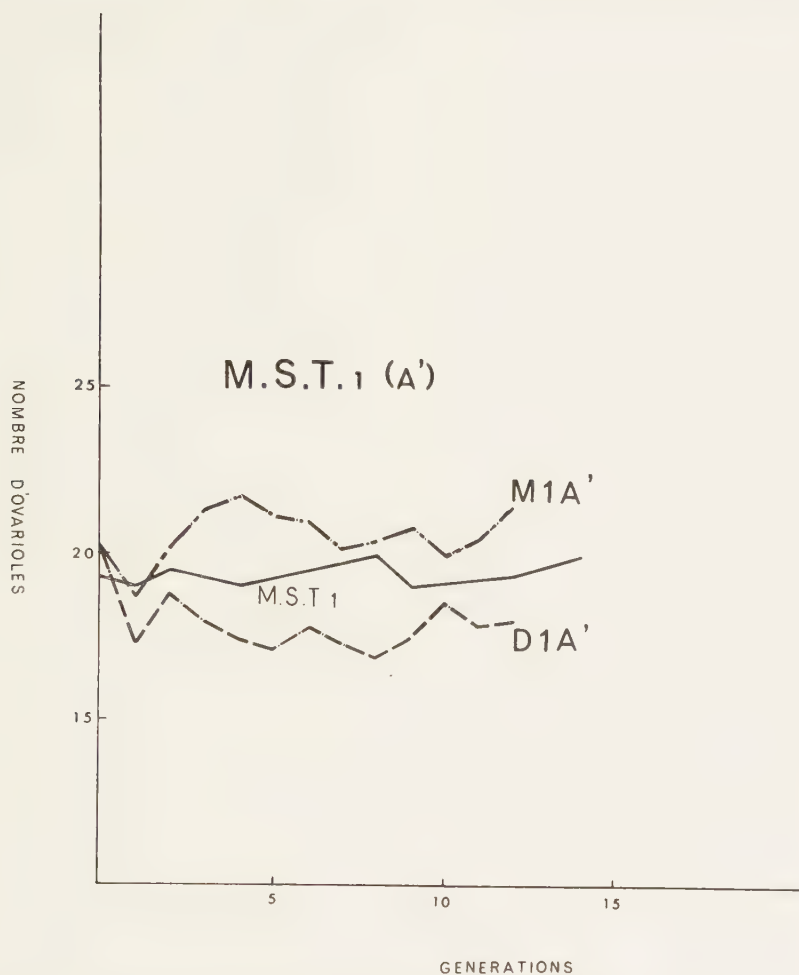


FIG. 7. Évolution des lignées montante M1A', descendante D1A' et population témoin MST1 pendant la deuxième expérience de sélections sur MST1.

Il est d'autre part certain que l'effectif de l'échantillon peut exercer une influence considérable sur les réponses aux sélections, et que celles-ci doivent être d'autant plus homogènes que l'effectif de départ est plus élevé.

Il était donc intéressant de comparer, sur la population MST1, les résultats de nouvelles sélections à ceux du premier essai qui ont été précédemment rapportés.

Une seconde tentative, entreprise trois ans après le début des premières expériences, et effectuée dans des conditions légèrement

différentes de celles-ci (voir le chapitre Matériel et Méthodes), n'a pas abouti. Mais une troisième série expérimentale, entreprise sept mois plus tard, a donné des résultats comparables à ceux de la première expérience, encore que l'augmentation dans le sens ascendant soit moins ample et qu'inversement la réalisation pour le sens descendant soit plus marquée.

1. — *Deuxième expérience de sélection sur MST1.*

La deuxième expérience de sélection montante et descendante a été entreprise sur MST1, trois ans après la fondation de cette population.

a) *Population témoin* (tableau VIIa, fig. 7). — Au moment où les expériences ont été reprises, la population MST1, à sa 133^e génération environ, témoignait toujours d'une grande stabilité. Pendant les douze générations suivantes, sa moyenne (19,53) restera pratiquement identique à celle de sa valeur originelle.

Sa variance moyenne (5,30) et son coefficient de variation (11,43) restent proches des valeurs obtenues dès l'origine de la population; mais le coefficient de corrélation droite-gauche est sensiblement plus élevé (0,49).

b) *Sélection montante: lignée M1A'* (tableau VIIb, fig. 7). — La sélection montante s'est avérée particulièrement inopérante. On constate d'abord, à la F1, une diminution très significative de la moyenne ($t = 4,31$) par rapport à la moyenne parentale; mais ce résultat peut être considéré comme fortuit, le nombre d'ovarioles initial étant rétabli à la F2. A la F4, l'augmentation de la moyenne est de 8,18%; mais par la suite, la moyenne diminue pour retrouver à la F11 une valeur très proche de celle de P. Devant son insuccès, l'expérience a été abandonnée à la F12, c'est-à-dire après près de cinq mois. Rappelons que dans la première expérience l'augmentation de la moyenne atteignait 32 % à la F13.

Cet échec peut être dû à un échantillonnage malencontreux. La variance est moins élevée que dans la première expérience, surtout à partir de la F5; le coefficient de variation moyen (14,05) est peu différent de celui qui correspond aux dix premières générations de la première expérience (14,69). Le coefficient de corrélation droite-gauche présente des valeurs assez fluctuantes; sa moyenne est de 0,44 alors qu'elle était de 0,54 pour une période comparable de la première expérience. Il faut également remarquer que la stérilité presque inexistante lors de la première expérience

TABLEAU VII b. Deuxième expérience de sélection sur MST1.

Sélection montante : *MIA'*

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P	100	20,16 $\pm$ 0,24	5,94	2,44 $\pm$ 0,17	12,09	0,50
F1	94	18,67 $\pm$ 0,24	5,45	2,33 $\pm$ 0,17	12,48	0,55
F2	100	20,25 $\pm$ 0,32	10,42	3,23 $\pm$ 0,22	15,94	0,51
F3	96	21,38 $\pm$ 0,31	9,03	3,01 $\pm$ 0,22	14,06	0,55
F4	98	21,81 $\pm$ 0,35	12,21	3,49 $\pm$ 0,25	16,00	0,51
F5	90	21,20 $\pm$ 0,41	15,45	3,93 $\pm$ 0,29	18,54	0,75
F6	62	21,02 $\pm$ 0,34	7,34	2,71 $\pm$ 0,23	12,89	0,39
F7	72	20,22 $\pm$ 0,32	7,42	2,72 $\pm$ 0,21	13,47	0,30
F8	80	20,39 $\pm$ 0,36	10,56	3,25 $\pm$ 0,26	15,95	0,51
F9	76	20,83 $\pm$ 0,29	6,20	2,49 $\pm$ 0,20	11,95	0,06
F10	64	20,00 $\pm$ 0,29	5,50	2,35 $\pm$ 0,21	11,73	0,37
F11	92	20,45 $\pm$ 0,26	6,64	2,58 $\pm$ 0,18	12,60	0,28
F12	84	21,48 $\pm$ 0,30	7,82	2,80 $\pm$ 0,26	13,02	0,49

 $\bar{\sigma}^2 = 8,67$; $\bar{V} = 14,05$; $\bar{\rho} = 0,44$; % stér. = 16; % 1 ov. = 10,16.Sélection descendante : *DIA'*

P	100	20,16 $\pm$ 0,24	5,94	2,44 $\pm$ 0,17	12,09	0,50
F1	78	17,32 $\pm$ 0,20	3,19	1,79 $\pm$ 0,14	10,32	0,51
F2	86	18,77 $\pm$ 0,26	5,94	2,44 $\pm$ 0,19	12,99	0,66
F3	50	17,94 $\pm$ 0,23	2,90	1,68 $\pm$ 0,17	9,35	0,68
F4	62	17,44 $\pm$ 0,28	4,86	2,20 $\pm$ 0,18	12,62	0,33
F5	62	17,18 $\pm$ 0,32	6,21	2,49 $\pm$ 0,21	14,50	0,63
F6	96	17,82 $\pm$ 0,23	5,05	2,25 $\pm$ 0,16	12,61	0,10
F7	76	17,32 $\pm$ 0,21	3,40	1,84 $\pm$ 0,14	10,65	0,38
F8	88	16,85 $\pm$ 0,27	6,25	2,50 $\pm$ 0,19	14,84	0,27
F9	72	17,50 $\pm$ 0,37	10,00	3,16 $\pm$ 0,26	18,06	0,50
F10	90	18,61 $\pm$ 0,24	5,40	2,32 $\pm$ 0,17	12,49	0,57
F11	98	17,87 $\pm$ 0,28	7,80	2,79 $\pm$ 0,20	15,61	0,43
F12	92	18,09 $\pm$ 0,27	6,70	2,59 $\pm$ 0,19	14,31	0,36

 $\bar{\sigma}^2 = 5,64$; $\bar{V} = 13,20$; $\bar{\rho} = 0,45$; m 5 d.g. = 17,78; % m 5 d.g. = 12; % stér. = 20,83; % 1 ov. = 14,10.

s'est ici manifestée dès la F1 et a atteint, pour l'ensemble des essais, un taux de 16 %. De plus, des femelles à un seul ovaire sont présentes dans toutes les générations. Leur fréquence atteint aux F9 et F10 22 %, le taux moyen pour l'ensemble de la sélection étant de 10,16 %.

c) *Sélection descendante: lignée DIA'* (tableau VIIb, fig. 7). — La réponse à la sélection descendante a semblé efficace au début de l'expérience: dès la F1, la moyenne du nombre d'ovarioles présente une diminution significative par rapport à la génération parentale

($t = 9,47$). Après une légère remontée, cette moyenne est restée pratiquement stable jusqu'à la F8. A la F1, la réduction par rapport à la moyenne de P atteignait 14 %; à la F8, elle était encore de 16,4 % égalant donc celle qui avait été obtenue après 35 générations, lors de la première expérience. Toutefois, ce niveau ne s'est pas maintenu et, lorsque l'expérience a été arrêtée, la diminution n'était plus que de 10,30 %.

La variance reste assez faible; cependant la moyenne du coefficient de variation (13,20) est nettement plus élevée qu'au cours des dix générations portant sur la première expérience (10,59), ce qui témoigne d'une variabilité plus grande dans cette seconde tentative de sélection descendante.

Le coefficient de corrélation droite-gauche a une moyenne de 0,45 contre 0,31 pour le temps correspondant de la première expérience.

La stérilité, au cours de cette seconde sélection descendante, a été très importante (20,83 %). Par trois fois elle a atteint 38 % et aucun dénombrement n'a pu être effectué sur 100 ovaires, alors que la stérilité avait été très faible pendant cette même période dans la première expérience. Les femelles à un seul ovaire sont apparues à toutes les générations; leur fréquence moyenne est de 14,10 %.

L'échec pratiquement total de cette deuxième série d'expériences, surtout manifesté par la sélection montante, rappelle celui qu'à subi BÉNATAR (1954) dans une tentative de sélection à partir d'une souche Oregon RC.

L'absence de réponse à la sélection montante, l'arrêt très précoce de tout progrès dans la sélection descendante, m'ont conduite à interrompre les essais à la F12, tout se passant comme si la population MST1, affectée en outre par des facteurs de stérilité, avait atteint à ce moment un niveau de stabilité tel qu'elle n'était plus sélectionnable. En fait, comme l'a montré une troisième expérience de sélection, la population MST1 était ici beaucoup moins en cause qu'un simple échantillonnage défavorable.

2. — *Troisième expérience de sélection sur MST1.*

a) *Population témoin* (tableau VIIIa, fig. 8). — La population MST1 a continué à manifester la stabilité déjà signalée à plusieurs reprises: la moyenne du nombre d'ovarioles pendant le temps correspondant aux 35 générations de sélection de la troisième

TABLEAU VIII a. Population témoin pendant la troisième expérience de sélection MST1

	N	m	σ^2	σ	V
P	130	20,13 $\pm$ 0,20	5,43	2,33 $\pm$ 0,14	11,58
(F1)	100	18,80 $\pm$ 0,22	4,80	2,19 $\pm$ 0,15	11,65
(F6)	100	19,47 $\pm$ 0,24	5,63	2,37 $\pm$ 0,17	12,17
(F7)	100	18,50 $\pm$ 0,22	4,73	2,17 $\pm$ 0,15	11,73
(F8)	72	19,04 $\pm$ 0,25	4,65	2,15 $\pm$ 0,18	11,32
(F9)	100	19,37 $\pm$ 0,23	5,07	2,25 $\pm$ 0,16	11,62
(F10)	100	19,60 $\pm$ 0,21	4,38	2,09 $\pm$ 0,15	10,66
(F11)	100	18,81 $\pm$ 0,23	5,49	2,34 $\pm$ 0,17	12,44
(F13)	100	19,54 $\pm$ 0,24	5,79	2,41 $\pm$ 0,17	12,33
(F15)	100	19,51 $\pm$ 0,19	3,41	1,85 $\pm$ 0,13	9,48
(F18)	100	19,57 $\pm$ 0,21	4,27	2,07 $\pm$ 0,15	10,58
(F22)	100	19,80 $\pm$ 0,22	4,78	2,19 $\pm$ 0,15	11,06
(F24)	100	18,94 $\pm$ 0,19	3,56	1,89 $\pm$ 0,13	9,98
(F25)	100	19,81 $\pm$ 0,16	2,47	1,57 $\pm$ 0,11	7,93
(F27)	100	19,81 $\pm$ 0,17	2,97	1,72 $\pm$ 0,12	8,68
(F28)	100	19,86 $\pm$ 0,18	3,22	1,79 $\pm$ 0,13	9,03
(F30)	100	19,85 $\pm$ 0,21	4,29	2,07 $\pm$ 0,15	10,43
(F31)	100	19,88 $\pm$ 0,23	5,33	2,31 $\pm$ 0,16	11,62
(F34)	100	19,63 $\pm$ 0,21	4,43	2,10 $\pm$ 0,15	10,69

$\bar{m} = 19,43$; $\bar{\sigma}^2 = 4,48$; $\bar{V} = 10,85$; $\bar{\rho} = 0,34$.

expérience a été de 19,43, alors qu'elle était de 19,64 lors des premières expériences de sélection. Il est particulièrement remarquable que deux dénombrements consécutifs (F25 et F27) ont eu exac-

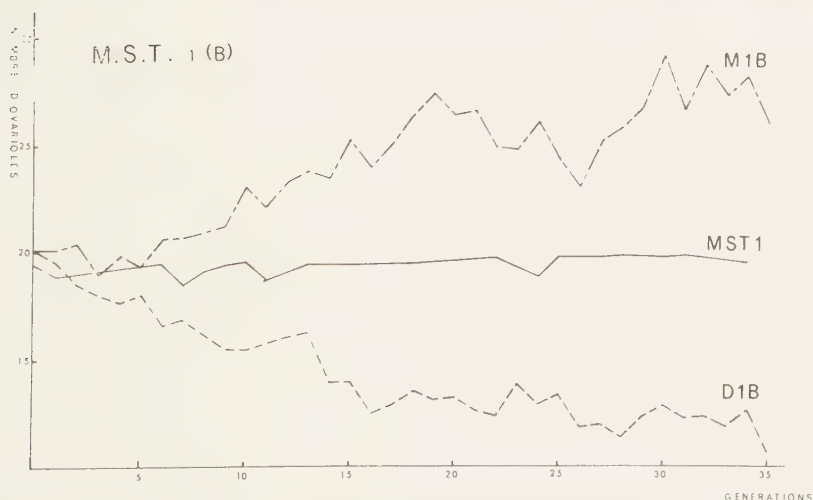


FIG. 8. Évolution des lignées montante M1B, descendante D1B et population témoin MST1 pendant la troisième expérience de sélections sur MST1.

TABLEAU VIII *b*. Sélection montante de la troisième expérience de sélection MST1: lignée M1B.

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P	130	20,13 $\pm$ 0,20	5,43	2,33 $\pm$ 0,14	11,58	0,41
F1	94	20,13 $\pm$ 0,23	5,20	2,28 $\pm$ 0,16	11,33	0,41
F2	92	20,44 $\pm$ 0,22	4,46	2,11 $\pm$ 0,16	10,34	0,32
F3	100	18,97 $\pm$ 0,24	5,99	2,45 $\pm$ 0,17	12,90	0,21
F4	100	19,82 $\pm$ 0,21	4,35	2,09 $\pm$ 0,15	10,53	0,61
F5	80	19,34 $\pm$ 0,32	8,37	2,89 $\pm$ 0,23	14,96	0,04
F6	100	20,59 $\pm$ 0,16	4,88	2,21 $\pm$ 0,17	10,73	0,44
F7	100	20,70 $\pm$ 0,31	9,41	3,07 $\pm$ 0,22	14,82	0,53
F8	100	20,91 $\pm$ 0,25	6,04	2,46 $\pm$ 0,17	11,76	0,34
F9	100	21,22 $\pm$ 0,29	8,41	2,90 $\pm$ 0,21	13,67	0,60
F10	100	23,09 $\pm$ 0,33	10,58	3,25 $\pm$ 0,23	14,09	0,47
F11	100	22,19 $\pm$ 0,37	13,95	3,74 $\pm$ 0,26	16,83	0,60
F12	100	23,25 $\pm$ 0,30	9,05	3,01 $\pm$ 0,21	12,94	0,41
F13	100	23,86 $\pm$ 0,33	10,56	3,25 $\pm$ 0,25	13,62	0,54
F14	98	23,49 $\pm$ 0,30	8,74	2,96 $\pm$ 0,21	12,58	0,28
F15	100	25,34 $\pm$ 0,30	8,98	3,00 $\pm$ 0,21	11,83	0,39
F16	86	24,05 $\pm$ 0,38	12,77	3,57 $\pm$ 0,27	14,86	0,48
F17	100	25,12 $\pm$ 0,38	14,51	3,81 $\pm$ 0,27	15,16	0,64
F18	82	26,55 $\pm$ 0,50	20,59	4,54 $\pm$ 0,35	17,09	0,64
F19	96	27,54 $\pm$ 0,34	11,23	3,35 $\pm$ 0,24	12,16	0,32
F20	100	26,52 $\pm$ 0,32	10,33	3,21 $\pm$ 0,23	12,12	0,52
F21	100	26,70 $\pm$ 0,40	16,13	4,02 $\pm$ 0,28	15,06	0,50
F22	100	25,02 $\pm$ 0,35	11,98	3,46 $\pm$ 0,24	13,83	0,27
F23	100	24,88 $\pm$ 0,39	15,23	3,90 $\pm$ 0,28	15,69	0,56
F24	100	26,12 $\pm$ 0,42	17,79	4,22 $\pm$ 0,30	16,15	0,69
F25	100	24,45 $\pm$ 0,36	12,79	3,58 $\pm$ 0,25	14,63	0,64
F26	100	23,08 $\pm$ 0,39	12,09	3,48 $\pm$ 0,27	15,07	0,56
F27	100	25,12 $\pm$ 0,42	17,87	4,24 $\pm$ 0,30	16,83	0,75
F28	100	25,89 $\pm$ 0,36	12,71	3,57 $\pm$ 0,26	13,77	0,52
F29	86	26,79 $\pm$ 0,52	23,03	4,80 $\pm$ 0,37	17,91	0,59
F30	100	29,27 $\pm$ 0,31	9,42	3,07 $\pm$ 0,22	10,49	0,24
F31	100	26,64 $\pm$ 0,36	13,15	3,63 $\pm$ 0,26	13,61	0,29
F32	100	28,81 $\pm$ 0,39	16,23	4,03 $\pm$ 0,27	13,99	0,58
F33	100	27,42 $\pm$ 0,55	30,64	5,54 $\pm$ 0,39	20,19	0,72
F34	100	28,26 $\pm$ 0,50	24,99	5,00 $\pm$ 0,35	17,69	0,75
F35	100	25,97 $\pm$ 0,39	15,37	3,92 $\pm$ 0,28	15,09	0,57

$\bar{m}_{\max.} = F30$; $\bar{m}_{\max.} = 29,27$; % $\bar{m}_{\max.} = 45$; $\bar{m}$ 5 d.g. = 27,42; % $\bar{m}$ 5 d.g. = 36; $\sigma^2 = 12,51$; $\bar{V} = 14,12$; $\bar{\rho} = 0,49$; $h^2 = 0,30$; % stér. = 2,86; % l ov. = 4,15.

Lignée en bouteilles après

1½ mois	100	28,37 $\pm$ 0,47	22,29	4,72 $\pm$ 0,33	16,64	0,62
7 mois	100	25,64 $\pm$ 0,32	10,19	3,19 $\pm$ 0,23	12,45	0,30
14 mois	100	27,29 $\pm$ 0,33	11,11	3,33 $\pm$ 0,24	12,21	0,22
4 ans	100	18,12 $\pm$ 0,31	9,59	3,10 $\pm$ 0,22	11,01	0,42

tement la même moyenne et que deux autres (F28 et F30) n'ont différé que d'un centième. La stabilité a même été telle, qu'il nous a semblé inutile d'effectuer des dénombrements à toutes les générations: les relevés qui figurent dans le tableau VIIIa correspondent, bien entendu, aux générations de la troisième expérience de sélection.

La variance moyenne (4,48) et la moyenne du coefficient de variation (10,85) sont très comparables aux valeurs correspondantes des toutes premières générations de la population.

Évalué sur le laps de temps qu'a duré la troisième expérience, le coefficient de corrélation droite-gauche est de 0,34.

b) *Sélection montante de la troisième expérience de sélection MST1: lignée M1B* (tableau VIIIb, fig. 8). — La moyenne, au départ de cette troisième expérience, pratiquement identique à celle de la génération parentale lors du deuxième essai de sélection, était sensiblement supérieure au niveau initial de la première sélection ($t = 4,00$).

La réponse à la sélection a été lente, puisque c'est à la F9 seulement qu'une première différence significative, par rapport à la génération parentale, a été observée. La progression ultérieure a été temporairement entravée par une nette diminution survenue à la F3, la récupération du niveau initial ayant exigé trois générations.

C'est à la F30 que sera réalisée l'efficacité maximale, le gain par rapport à la génération parentale étant de 45 %. Pour les cinq dernières générations de sélection, la moyenne est de 27,42: ce gain est de 36 %.

La variance, avec de très fortes oscillations, montre une nette tendance à augmenter au cours des générations; sa valeur la plus élevée a été enregistrée en fin d'expérience, à la F33; sa moyenne est de 12,51; le coefficient de variation a une moyenne générale de 14,12 et, malgré les fluctuations de la variance, reste très proche de celui de la première sélection (13,09). Le coefficient de corrélation droite-gauche montre toujours des oscillations très sensibles; ses valeurs sont généralement significatives et sa moyenne générale est de 0,49.

L'héritabilité réalisée, pour les vingt premières générations est de 0,30. La stérilité est apparue beaucoup plus vite que dans la première expérience; elle est toutefois demeurée assez faible pendant la durée de cette troisième sélection (2,86 ‰). Des mouches à un

TABLEAU VIII c. Sélection descendante de la troisième expérience de sélection MST1: lignée D1B

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P	130	20,13 $\pm$ 0,20	5,43	2,33 $\pm$ 0,14	11,58	0,41
F1	86	19,49 $\pm$ 0,27	6,53	2,55 $\pm$ 0,33	13,11	0,63
F2	74	18,49 $\pm$ 0,22	3,52	1,88 $\pm$ 0,15	10,15	0,24
F3	100	17,97 $\pm$ 0,22	4,71	2,17 $\pm$ 0,15	12,08	0,19
F4	100	17,67 $\pm$ 0,22	4,92	2,22 $\pm$ 0,16	12,55	0,47
F5	100	17,97 $\pm$ 0,19	3,69	1,92 $\pm$ 0,14	10,69	0,47
F6	84	16,64 $\pm$ 0,27	6,33	2,52 $\pm$ 0,19	15,12	0,38
F7	82	16,90 $\pm$ 0,23	4,31	2,08 $\pm$ 0,16	12,28	0,41
F8	90	16,24 $\pm$ 0,19	3,21	1,79 $\pm$ 0,13	11,03	0,23
F9	100	15,51 $\pm$ 0,18	3,20	1,79 $\pm$ 0,13	11,53	0,06
F10	100	15,47 $\pm$ 0,20	4,05	2,01 $\pm$ 0,14	13,01	0,27
F11	96	15,84 $\pm$ 0,24	5,57	2,36 $\pm$ 0,17	14,90	0,61
F12	100	16,09 $\pm$ 0,21	4,24	2,05 $\pm$ 0,15	12,80	0,31
F13	98	16,28 $\pm$ 0,34	11,26	3,36 $\pm$ 0,24	20,61	0,66
F14	98	14,04 $\pm$ 0,24	5,84	2,42 $\pm$ 0,17	17,21	0,61
F15	100	13,98 $\pm$ 0,25	6,20	2,49 $\pm$ 0,18	17,81	0,76
F16	88	12,64 $\pm$ 0,30	7,77	2,79 $\pm$ 0,21	22,07	0,45
F17	96	12,91 $\pm$ 0,20	3,87	1,97 $\pm$ 0,14	15,25	0,32
F18	88	13,58 $\pm$ 0,24	5,05	2,24 $\pm$ 0,17	16,52	0,42
F19	100	13,25 $\pm$ 0,28	7,61	2,76 $\pm$ 0,20	20,83	0,39
F20	88	13,28 $\pm$ 0,18	2,95	1,72 $\pm$ 0,13	12,95	0,34
F21	100	12,67 $\pm$ 0,22	4,66	2,16 $\pm$ 0,15	17,05	0,33
F22	94	12,40 $\pm$ 0,23	4,92	2,22 $\pm$ 0,16	17,89	0,17
F23	72	13,88 $\pm$ 0,40	11,69	3,42 $\pm$ 0,28	24,64	0,78
F24	96	12,94 $\pm$ 0,20	3,72	1,93 $\pm$ 0,14	14,91	0,47
F25	68	13,50 $\pm$ 0,33	7,57	2,75 $\pm$ 0,24	20,39	0,29
F26	84	11,87 $\pm$ 0,26	5,85	2,42 $\pm$ 0,19	20,38	0,44
F27	72	12,01 $\pm$ 0,36	9,23	3,04 $\pm$ 0,25	25,30	0,58
F28	90	11,38 $\pm$ 0,24	5,39	2,32 $\pm$ 0,17	20,41	0,39
F29	96	12,43 $\pm$ 0,28	7,28	2,70 $\pm$ 0,19	21,72	0,51
F30	82	12,96 $\pm$ 0,24	4,62	2,15 $\pm$ 0,17	16,58	0,19
F31	64	12,30 $\pm$ 0,24	3,83	1,96 $\pm$ 0,17	15,92	0,41
F32	62	12,34 $\pm$ 0,33	6,59	2,57 $\pm$ 0,23	20,80	0,58
F33	72	11,89 $\pm$ 0,31	7,10	2,66 $\pm$ 0,22	22,41	0,31
F34	60	12,70 $\pm$ 0,28	4,70	2,17 $\pm$ 0,20	17,07	0,18
F35	90	10,73 $\pm$ 0,29	7,82	2,80 $\pm$ 0,21	26,05	0,45

$\bar{m}$ min. = F35; $\bar{m}$ min. = 10,73; % $\bar{m}$ min. = 47; $\bar{m}$ 5 d.g. = 11,99; % $\bar{m}$ 5 d.g. = 40; $\bar{\sigma}^2$ = 5,71; $\bar{V}$ = 16,97; $\bar{\rho}$ = 0,41; h^2 = (-) 0,32; % stér. = 12,29; % 1 ov. = 7,31.

Lignée élevée en bouteilles après

1 mois	100	14,39 $\pm$ 0,19	3,58	1,89 $\pm$ 0,13	13,15	0,47
8 mois	100	13,45 $\pm$ 0,14	2,01	1,42 $\pm$ 0,10	10,54	0,21
14 mois	100	19,39 $\pm$ 0,30	8,76	2,96 $\pm$ 0,21	15,27	0,67
4 ans	100	22,43 $\pm$ 0,32	10,97	3,21 $\pm$ 0,23	14,32	0,48

seul ovaire ont été rencontrées dès la F1, puis à presque toutes les générations; leur fréquence moyenne est de 4,15 %.

Elevée en bouteilles après la F35, cette lignée est restée assez stable, conservant après quatre ans le bénéfice enregistré lors des dernières générations de sélection; mais sa variabilité est notablement diminuée ainsi que le coefficient de corrélation.

Aucune stérilité n'a été constatée lors de ces derniers dénombrements.

c) *Sélection descendante de la troisième expérience de sélection MST1: lignée DIB* (tableau VIIIc, fig. 8). — La sélection descendante s'est montrée très rapidement efficace puisque, dès la F1, la moyenne a été significativement plus faible que celle de la génération parentale ($t = 1,93$). A la 16^e génération, la diminution de la moyenne atteint déjà 35 %. La moyenne minimale a été obtenue à la dernière génération (10,73), ce qui laisse supposer que la lignée n'avait pas encore atteint sa valeur limite à la fin de l'expérience, encore qu'il soit peu probable, pour des raisons physiologiques, que le nombre d'ovarioles ait pu subir une réduction notable; la diminution est alors de 47 %, et, si l'on considère la moyenne des cinq dernières générations, atteint encore 40 %.

La variance (5,71) est restée faible pendant toute l'expérience, mais le coefficient de variation présente une moyenne assez élevée (16,97).

Le coefficient de corrélation droite-gauche présente d'assez fortes fluctuations, ses valeurs étant par neuf fois non significatives et sa moyenne de 0,41.

L'héritabilité réalisée, calculée pour les 17 premières générations, a une valeur de 0,32.

La stérilité a été très importante, surtout lors des dernières générations. Compte tenu des femelles à un seul ovaire qui ont atteint une fréquence de 7,31 %, la stérilité a été de 32% à l'avant-dernière génération. Son pourcentage moyen, pour les 35 générations, s'élevait à 12,29 et 9 dénombrements sur 35 n'ont pu porter sur 100 ovaires.

Elevée en bouteilles après la F35, cette lignée a manifesté une tendance à se rapprocher de la moyenne de la population d'origine qu'elle a même dépassée après quatre ans; la variabilité est devenue plus faible, mais le coefficient de corrélation droite-gauche a atteint une valeur moyenne (0,46) plus élevée que pendant la sélection.

Lors de cette troisième expérience de sélections, les intensités des réponses aux sélections montante et descendante ont été très sensiblement du même ordre.

L'asymétrie observée, tant dans nos premières expériences de sélections que dans les résultats obtenus par ROBERTSON et FREYTET n'est donc pas imputable au caractère « nombre d'ovarioles », puisqu'avec un échantillon favorable une symétrie de réponse presque parfaite peut être obtenue.

La variabilité est plus élevée dans la sélection descendante, mais en revanche le coefficient de corrélation droite-gauche y est légèrement plus faible.

Comme dans les premières expériences de sélections sur MST1, les pourcentages de stérilité et de femelles à un seul ovaire ont été plus importants dans la sélection descendante que dans la sélection montante. Cependant des femelles à un seul ovaire sont apparues, cette fois, dans la sélection montante, alors qu'elles étaient demeurées absentes dans la lignée M1A.

Le bénéfice de la sélection montante s'est conservé sur les mouches élevées en bouteilles après quatre années, alors que la lignée descendante, après avoir dans les mêmes conditions d'élevage en bouteilles retrouvé le niveau de la population témoin, l'a dépassé largement après quatre années.

COMPARAISON DES TROIS EXPÉRIENCES DE SÉLECTIONS EFFECTUÉES SUR LA POPULATION MST1 (fig. 9)

Les résultats d'un deuxième et d'un troisième essais de sélections effectués sur la population MST1 peuvent être utilement comparés à ceux de la première tentative.

Dans la seconde expérience, entreprise trois ans après le début de cette première tentative, la sélection montante a été inopérante et la sélection descendante n'a révélé qu'une amorce de réponse. Cet échec presque total est imputable à l'utilisation d'un échantillon défavorable et non pas à la réalisation d'une homozygotie poussée au sein de la population parente.

En effet, la troisième expérience de sélection, commencée sept mois après la seconde, a entraîné des réponses conformes à celles du premier essai, l'augmentation maximale du nombre d'ovarioles, par sélection montante, étant toutefois un peu moins forte, alors

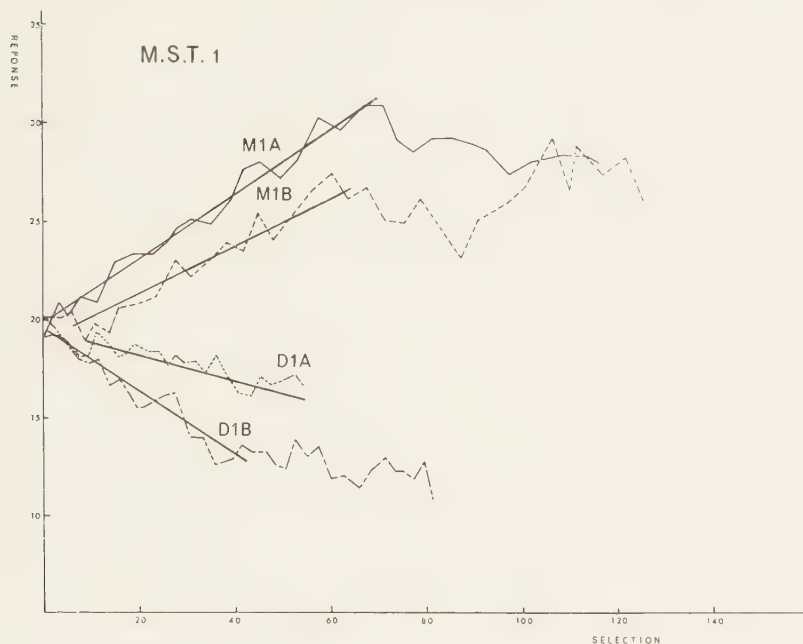


FIG. 9. Réponses à la sélection des lignées montantes M1A, M1B et descendantes, D1A et D1B, en fonction des intensités de sélection. Pour le sens des valeurs portées en abscisse, voir page 512.

que la diminution du nombre d'ovarioles, par sélection descendante, a été beaucoup plus considérable.

Pour les sélections montantes des deux séries expérimentales comparables, les pourcentages d'augmentation maximale du nombre d'ovarioles présentent un écart important: 62 % à la F23 de la première expérience pour 45 % à la F30 de la troisième expérience; mais les moyennes des cinq dernières générations sont, en fait, très voisines (28,00 pour M1A; 27,42 pour M1B).

Cultivées en bouteilles après la fin de la sélection, chacune des lignées M1A et M1B s'est maintenue au niveau qu'elle avait atteint, leur variabilité devenant plus faible.

Il est intéressant de constater que, malgré le profil assez différent des courbes traduisant l'augmentation du nombre d'ovarioles au cours des générations, les deux expériences ont abouti à des gains sensiblement identiques.

Les réponses aux sélections descendantes témoignent de divergences beaucoup plus accusées, tout se passant comme si, au cours du temps, chaque sélection descendante gagnait en efficacité.

Alors que la moyenne minimale (16,13), obtenue à la F25 dans la première expérience, ne correspondait qu'à une diminution de 16 % par rapport à la population témoin, elle atteint 10,73, soit une diminution de 47 %, à la F35 de la troisième expérience.

Cette différence est également sensible lorsque l'on considère les moyennes des cinq dernières générations de sélection qui atteignent 16,72 dans la première expérience (diminution de 12 %) et 11,99 dans la troisième (diminution de 40 %).

Les valeurs de l'héritabilité réalisée ((-) 0,10 pour la première expérience et (-) 0,32 pour la troisième) traduisent bien l'écart entre les lignées D1A et D1B.

Les coefficients de variation et de corrélation droite-gauche sont également plus élevés dans la troisième expérience.

Toutefois, malgré leurs différences notables, les deux lignées descendantes correspondant aux première et troisième expériences ont conduit, la première après huit ans et la seconde après quatre ans d'élevage en bouteilles, à des valeurs très voisines du nombre moyen d'ovarioles, dépassant légèrement celles de la population témoin MST1; même après ce laps de temps, la variabilité de la lignée D1B est restée plus élevée que celle de D1A.

Quant à la somme des héritabilités réalisées correspondant aux sélections montante et descendante d'une même expérience, elle est respectivement de 0,42 et de 0,62 pour les première et troisième tentatives de sélection. Ce résultat traduit l'écart observé dans chaque cas entre les valeurs moyennes maximales et minimales du nombre d'ovarioles qui est, par rapport au nombre initial, de 78 % pour le premier essai de sélection et qui atteint 92 % dans le troisième.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Des essais de sélections artificielles, tendant à augmenter (sélection montante) ou à diminuer (sélection descendante) le nombre d'ovarioles chez *Drosophila melanogaster* Meigen ont été entrepris sur deux populations constituées à l'origine par un mélange de trois souches japonaises: Myazu, Sapporo, Tottovi, présentant chacune un faible nombre d'ovarioles. La première de ces deux populations, MST1, a été élevée sur un milieu suffisamment riche pour supprimer toute concurrence larvaire; la seconde, MST2, issue de la première, 118 jours après la fondation de celle-ci a,

au contraire, été soumise à une forte concurrence alimentaire entraînant (bien qu'il s'agisse d'une population expérimentale élevée en démomètre) ce que l'on peut considérer comme une sélection naturelle puisqu'elle est sûrement très voisine de celle à laquelle sont soumises les *Drosophiles* dans leurs conditions normales de vie.

Lors du début des expériences de sélections artificielles, la différence observée entre les moyennes du nombre d'ovarioles pouvait être imputée à la sélection naturelle qui a favorisé, dans MST2, les mouches possédant un nombre d'ovarioles supérieur à la moyenne initiale. Par la suite, MST1 est restée stable, tandis que MST2 a présenté successivement une augmentation, puis au bout de cinq ans, une diminution du nombre d'ovarioles.

Les expériences de sélection portant sur la population MST1 ont établi qu'il existait, dans la première expérience, une asymétrie des réponses aux sélections montante et descendante, cette dernière sélection étant moins efficace.

Si l'on écarte les données de la seconde expérience, soldée par un échec, il semble que l'amplitude des réponses à la sélection s'accroisse avec le temps, en raison d'une plus grande efficacité de la sélection descendante. Ce résultat peut se comprendre si l'on suppose que l'absence de concurrence dans laquelle est entretenue la population MST1, en supprimant l'avantage sélectif des mouches possédant un nombre d'ovarioles élevé, entraîne une augmentation progressive des allèles conditionnant un faible nombre d'ovarioles; la population expérimentale tendrait ainsi vers un état où les gènes à effet majorant ou minorant existeraient à des fréquences sensiblement égales. On conçoit donc que l'asymétrie des réponses aux sélections montante et descendante, observée dans la première expérience, ait fait place à la symétrie reconnue quelques années plus tard.

Il faut enfin signaler que, malgré les apparences (la moyenne du nombre d'ovarioles, la variabilité et le coefficient de corrélation droite-gauche restant pratiquement constants), la population MST1 a subi en vieillissant une autre modification de structure génique, qui se traduit par une stérilité plus élevée et par une fréquence plus grande des femelles à un seul ovaire.

SUMMARY

Artificial selection experiments trying to increase (in the high line) or to reduce (in the low line) the number of ovarioles of *Drosophila melanogaster* Meigen were started on two populations composed, at the beginning, of a blending of three Japanese stocks: Myazu, Sapporo, Tottovi; each of them had a low ovariole number. The first population, MST1, was reared on a medium rich enough to stop any struggle for food. The second one, MST2, issued from it 118 days after the first one was born, was on the contrary, subjected to a hard competition for food (although this population was reared in "demometre", which may be considered equivalent to a natural selection since it is certainly close to the one which selects *Drosophila* under normal conditions of life.

When artificial selection experiments started, the difference between average numbers of ovarioles was perhaps due to the natural selection which helped among MST2 flies having a number of ovarioles higher than the initial average. Later on, MST1 remained constant, while MST2 presented an increase at first and a decline in the number of ovarioles five years later.

Selection experiments in the MST1 population showed an asymmetrical response to selection both in the high line and in the low line, the second line was less effective.

Taking no account of the facts drawn from the second experiment (which led to a failure) it seems that the range of responses to selection is rising with time owing to the great effectiveness of selection in the low line. These results can be explained if one assumes that MST1 population has not been subjected to competition for food so that the selective advantage represented by a high ovariole number was not present: this situation leads to a gradual increase in alleles inducing a low ovariole number. Thus, in this experimental population, genes + or genes — tend to reach a state in which it seems they have nearly an equal frequency. That is the reason why asymmetry of responses to selection in the high line and in the low line encountered during the first experiment was followed by the symmetry that was observed a few years later.

Finally, there is a fact which deserves attention: contrary to all appearances (the average ovariole number, the variability and coefficient of correlation between right and left ovaries remaining constant), the MST1 population as it grows older has acquired

another change of the genetic structure which shows a high degree of sterility and a great number of one-ovary females.

BIBLIOGRAPHIE

- BARKER, J.S.F. et M.C. CARRICK. — Effects of benzyl benzoate on components of fitness in *Drosophila*. *D.I.S.*, **43**: 109 (1968).
- BEGOUD, C. — La sélection du nombre d'ovarioles chez *Drosophila melanogaster* Meigen. Dipl. Études Sup. Lab. Zool. Fac. Sci. Paris (1960) (non publié).
- BÉNATAR, F. — Variation du nombre de tubes ovariens chez *D. melanogaster* Meigen. Dipl. Études Sup. Lab. Zool. Fac. Sci. Paris (1955) (non publié).
- CLAYTON, G.A., J.A. MORRIS et A. ROBERTSON. — An experimental check on quantitative genetic theory. *J. of Genet.*, **55**: 131-151, 152-170 (1957a, b).
- DAVID, J. — Étude quantitative du fonctionnement ovarien chez *D. melanogaster*. *Bull. Biol. Fr. et Belgique*, **3**: 521-535 (1961).
- FALCONER, D.S. — *Introduction to quantitative genetics*. Ed. Ronald Press Co, New York. (1960).
- FREYET, M.J. — L'influence de la sélection sur le nombre d'ovarioles chez *D. melanogaster*. Dipl. Études Sup. Lab. Zool. Fac. Sci. Paris (1959) (non publié).
- L'HÉRITIER, Ph. — Étude de variations quantitatives au sein d'une espèce *D. melanogaster*. *Arch. Zool. Exp. et Gén.* **78**: 255-356 (1937).
- L'HÉRITIER, Ph. et G. TEISSIER. — Étude d'une population de *Drosophiles* en équilibre. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, **197**: 1765-1767 (1933).
- L'HÉRITIER, Ph. et G. TEISSIER. — Une expérience de sélection naturelle: courbe d'élimination du gène « Bar » dans une population de *Drosophiles* en équilibre. *C.R. Soc. Biol.* **117**: 1049 (1934a).
- Sur quelques facteurs de succès dans la concurrence larvaire chez *D. melanogaster*. *C.R. Soc. Biol.* **116**: 306 (1934b).
- L'HÉRITIER, Ph. et G. TEISSIER. — Proportion des sexes dans des populations de *Drosophiles* en équilibre. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **202**: 692 (1936a).
- Contribution à l'étude de la concurrence larvaire chez les *Drosophiles*. *C.R. Soc. Biol.* **122**: 264 (1936b).
- MATHER, K. — Variation and selection of polygenic characters. *J. Genet.*, **41**: 159-193 (1941).
- MATHER, K. — The balance of polygenic combinations. *J. Genet.*, **43**: 309-339 (1942b). *Biometrical Genetics* Methuen London (1949).
- MATHER, K. et B.J. HARRISON. — The manifold effect of selection. *Heredity*, **3**: 131-161 (1949).
- MÉLOU, J.P. — Étude du nombre d'ovarioles chez diverses souches françaises et japonaises de *Drosophila melanogaster*. *Ann. Génét.*, **3**: 25-28 (1961).
- ROBERTSON, F.W. — Genetic variation of ovary size in *Drosophila*. *J. Genet.*, **55**: 410-427 (1957).
- SAVELIEV, V. — On the manifold effect of the gene vestigial in *Drosophila melanogaster*. *Trav. Soc. Natur. Leningrad*, **58**: 65-88 (1928).
- SNEDECOR, G.W. — *Statistical methods*. Ames: Iowa State College Press. (1956).
- TEISSIER, G. — Discriminative biometrical characters in French and Japanese *Drosophila melanogaster*. Proc. Int. Genetics Symposia, Tokyo et Kyoto 502-505 (1957).
- TEISSIER, G. — Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *Ann. Génét.*, **1**: 2-11 (1958a).
- Titres et Travaux Scientifiques*. Ed. Prieur et Robin, Paris (1958b).
- Suppléments aux Titres et Travaux Scientifiques*. Ed. Robin et Marengo, Paris. (1962a).
- TEISSIER, G. — Le transformisme d'aujourd'hui. *Année Biologique*, **1**: 2-11 (1962b).
- THOMAS-ORILLARD, M. — Sur la transmission héréditaire du nombre d'ovarioles chez *D. melanogaster*. *C.R. Acad. Sci.*, **263**: 72-74 (1966).
- WRIGHT, S. — The genetics of quantitative variability. *Quantitative Inheritance*, E.C.R. Reeve et C.H. Waddington. London: H.M.S.O. (1952).

Adresse de l'auteur : Laboratoire de Génétique Evolutive et de Biométrie du Centre National de la Recherche Scientifique, Groupe des Laboratoires du C. N. R. S. 91-Gif-sur-Yvette, France.

RÉPONSE A LA SÉLECTION DU NOMBRE D'OVARIOLES CHEZ DROSOPHILA MELANOGASTER DANS UNE POPULATION EXPÉRIMENTALE SOUMISE A UNE SÉVÈRE CONCURRENCE LARVAIRE

DEUXIÈME PARTIE

SOMMAIRE

INTRODUCTION	560
MATÉRIEL ET MÉTHODES	561
EXPÉRIENCES PORTANT SUR LA POPULATION MST2	562
A. Première étude de la population expérimentale MST2	562
1. Sélections simples	562
a) Population témoin MST2.....	562
b) Sélection montante M2A à partir de MST2.....	563
c) Sélection descendante D2A à partir de MST2	566
2. Résultats complémentaires concernant les premières expériences de sélections sur MST2	568
a) Evolution de la lignée descendante suivie sans sélection à partir de la F21 : lignée D2S.....	568
b) Sélection descendante à partir de la F21 de la lignée montante : lignée M2D.....	570
c) Evolution de la lignée montante suivie sans sélection à partir de la F21 : lignée M2S.....	572
d) Croisements entre la lignée montante et la lignée descendante MST2	573
e) Croisements entre la lignée montante MST2 et la lignée descen- dante MST1	576
f) Evolution de la lignée montante mise en démomètres: populations MST22 et MST222	579
g) Nouveaux essais de sélection à partir des lignées M2A et D2A élevées en bouteilles après la F35 : lignées M2Ab et D2Ab.....	581
CONCLUSIONS DES PREMIÈRES EXPÉRIENCES PORTANT SUR LA POPULATION MST2	584
B. Résultats d'un autre essai de sélection sur la population MST2	587
1. Deuxième expérience de sélection sur MST2	587
a) Population témoin.....	587
b) Sélection montante : lignée M2B	588

c) Sélection descendante : lignée D2B	591
d) Sélection à partir de backcross : M2B $\times$ MST2 et D2B $\times$ MST2	594
COMPARAISON DES DEUX EXPÉRIENCES DE SÉLECTION EFFECTUÉES SUR LA POPULATION MST2	596
C. Effets secondaires de la sélection	598
COMPARAISON DES EXPÉRIENCES EFFECTUÉES SUR MST1 ET SUR MST2	601
EXPÉRIENCES PORTANT SUR DEUX CROISEMENTS EFFECTUÉS ENTRE LES POPULATIONS MST1 ET MST2	605
A. Etude du premier croisement	605
1. Sélection à partir de la F1 du premier croisement	605
a) Populations témoins MST1 et MST2	605
b) Sélection montante : lignée MCrA	609
c) Sélection descendante : lignée DCrA	613
B. Etude du deuxième croisement effectué entre MST1 et MST2	615
1. Sélection à partir de la F2 du deuxième croisement	615
a) Sélection montante : lignée MCrB	615
b) Sélection descendante : lignée DCrB	617
COMPARAISON DES EXPÉRIENCES DE SÉLECTION EFFECTUÉES A PARTIR DES CROISEMENTS MST1 $\times$ MST2	622
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	622
BIBLIOGRAPHIE	631

SOMMAIRE. — *Une nouvelle série d'expériences de sélection a été effectuée sur une population expérimentale de D. melanogaster d'origine japonaise subissant une sélection naturelle sous l'effet d'une forte carence alimentaire; cette sélection semble favoriser, dans cette population, une augmentation progressive du nombre relatif d'allèles majorants avec persistance d'une variabilité assez élevée.*

Des expériences complémentaires ont établi, en outre, que le caractère « nombre d'ovarioles » tendait vers une régulation pouvant évoquer un phénomène d'homéostasie génétique.

INTRODUCTION

Afin de poursuivre les investigations sur l'influence du milieu estimée d'après la réponse à la sélection du nombre d'ovarioles chez *D. melanogaster* (DE SCHEEMAEKER-LOUIS, 1970) de nouvelles expériences de sélection montantes et descendantes ont été entre-

prises sur une population soumise à une forte concurrence alimentaire. Cette population, MST2, a été constituée à partir d'une population, MST1, formée par 4 000 mouches environ provenant par tiers de trois souches japonaises de *D. melanogaster*, Myazu, Sapporo, Tottovi, maintenue dans des conditions telles que la concurrence larvaire y était aussi réduite que possible. D'autres essais de sélection ont porté sur les produits de croisements entre les deux populations étudiées, MST1 et MST2, ayant même origine mais soumises à des conditions de milieu différentes.

L'évolution de ces deux populations s'est révélée rapidement différente. Alors que MST1 demeurait stable et homogène, la moyenne du nombre d'ovarioles de MST2 a progressivement augmenté, la variabilité devenant sensiblement plus élevée.

Rappelons que les expériences de sélection montante et descendante effectuées sur la première population MST1 ont permis d'établir que l'absence de concurrence dans laquelle MST1 était entretenue, en supprimant l'avantage sélectif des mouches possédant un nombre d'ovarioles élevé, entraînait une augmentation progressive des allèles conditionnant un faible nombre d'ovarioles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Alors que la population MST1 était élevée sur un milieu à base de farine de maïs, la population MST2 a été entretenue avec un milieu pauvre, à base de sels minéraux, permettant un développement rapide, mais de courte durée, de la levure fraîche. Cette dernière population a été élevée dans une cage à population ou « Démomètre » mise au point par L'HÉRITIER et TEISSIER (1933).

Les expériences de sélections montantes et descendantes, menées de front, ont été effectuées d'après le schéma de la sélection intra-familiale de FALCONER (1960), et les croisements ont été réalisés par permutation circulaire.

Les ovaires des femelles de *D. melanogaster*, extraits par arrachement du dernier segment abdominal, accompagné d'une légère pression exercée sur le thorax, ont été fixés dans du bichromate de potassium pendant plusieurs heures, puis rincés. Les ovarioles ont été, alors, séparés et dénombrés.

Les méthodes statistiques employées sont classiques; seul, le coefficient de corrélation droite-gauche, proposé par TEISSIER, a été l'objet d'explications antérieures (DE SCHEEMAER-LOUIS, 1970).

EXPÉRIENCES PORTANT SUR LA POPULATION MST2

A. — PREMIÈRE ÉTUDE DE LA POPULATION EXPÉRIMENTALE MST2.

1. — *Sélections simples*a) *Population témoin MST2* (tableau Ia, fig. 1).

Les sélections effectuées sur la population MST1 ont été répétées sur la population MST2, fondée à partir de MST1, 118 jours après celle-ci, mais soumise au régime habituel des populations expérimentales, régime pauvre qui entraîne une forte concurrence pour l'aliment.

TABLEAU Ia. Population témoin MST2 pendant les premières expériences de sélection

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
(P1).....	100	23,91 $\pm$ 0,32	9,99	3,16 $\pm$ 0,22	13,22	0,56
(F1).....	100	22,73 $\pm$ 0,28	7,56	2,75 $\pm$ 0,19	12,10	0,56
(F2).....	100	22,85 $\pm$ 0,27	7,51	2,74 $\pm$ 0,19	11,99	0,64
(F3).....	100	22,51 $\pm$ 0,25	6,25	2,50 $\pm$ 0,18	11,11	0,55
(F4).....	100	24,12 $\pm$ 0,31	9,49	3,08 $\pm$ 0,22	12,77	0,56
(F5).....	100	23,77 $\pm$ 0,27	7,25	2,69 $\pm$ 0,19	11,32	0,51
(F6).....	100	23,95 $\pm$ 0,26	6,92	2,63 $\pm$ 0,19	10,98	0,46
(F7).....	100	22,79 $\pm$ 0,31	9,61	3,10 $\pm$ 0,22	13,60	0,51
(F8).....	100	22,72 $\pm$ 0,24	5,63	2,37 $\pm$ 0,17	10,43	0,33
(F9).....	100	23,70 $\pm$ 0,27	7,29	2,70 $\pm$ 0,19	11,39	0,28
(F12).....	100	24,13 $\pm$ 0,30	9,25	3,04 $\pm$ 0,21	12,60	0,48
(F14).....	100	23,44 $\pm$ 0,29	8,13	2,85 $\pm$ 0,20	12,16	0,42
(F15).....	100	22,82 $\pm$ 0,20	4,93	2,22 $\pm$ 0,16	9,72	0,35
(F16).....	100	24,36 $\pm$ 0,32	10,37	3,22 $\pm$ 0,23	13,22	0,43
(F17).....	100	23,28 $\pm$ 0,28	7,73	2,78 $\pm$ 0,20	11,94	0,46
(F18).....	100	23,16 $\pm$ 0,31	9,49	3,08 $\pm$ 0,22	13,30	0,68
(F19).....	100	22,97 $\pm$ 0,32	10,05	3,17 $\pm$ 0,22	13,80	0,70
(F20).....	100	23,07 $\pm$ 0,24	5,86	2,42 $\pm$ 0,17	10,49	0,50
(F21).....	100	23,46 $\pm$ 0,29	8,18	2,86 $\pm$ 0,20	12,19	0,49
(F22).....	100	22,89 $\pm$ 0,23	5,20	2,28 $\pm$ 0,16	9,96	0,34
(F23).....	100	23,42 $\pm$ 0,30	8,89	2,98 $\pm$ 0,21	12,72	0,47
(F24).....	100	22,54 $\pm$ 0,26	6,71	2,59 $\pm$ 0,18	11,49	0,36
(F25).....	100	23,53 $\pm$ 0,28	7,73	2,78 $\pm$ 0,20	11,81	0,17
(F26).....	100	23,82 $\pm$ 0,24	5,81	2,41 $\pm$ 0,17	10,12	0,54
(F27).....	100	22,91 $\pm$ 0,30	9,00	3,00 $\pm$ 0,21	13,09	0,61
(F28).....	100	22,24 $\pm$ 0,32	10,24	3,20 $\pm$ 0,23	14,39	0,58
(F31).....	100	21,26 $\pm$ 0,21	4,21	2,05 $\pm$ 0,14	9,64	0,29
(F32).....	100	23,90 $\pm$ 0,26	6,71	2,59 $\pm$ 0,18	10,84	0,54
(F33).....	100	24,01 $\pm$ 0,32	10,31	3,21 $\pm$ 0,23	13,37	0,42
(F34).....	100	23,29 $\pm$ 0,31	9,31	3,05 $\pm$ 0,22	13,10	0,46
(F35).....	100	23,35 $\pm$ 0,22	4,89	2,21 $\pm$ 0,16	9,46	0,47

m : 23,25; σ^2 : 7,76; V : 11,88; ρ : 0,47.

Les expériences de sélection ont été commencées 339 jours (ce qui correspond à 28 générations environ) après la séparation de MST2. A ce moment, cette population présentait, par rapport à son niveau de départ, un nombre d'ovarioles plus élevé (augmentation de 23 %) et une plus grande variabilité.

Le nombre d'ovarioles de la population témoin MST2 a subi des fluctuations assez importantes, les différences étant souvent significatives entre deux générations successives; la valeur la plus élevée (24,36) a été observée à la F16, la moyenne générale étant de 23,25, alors que celle des neuf premiers dénombrements, effectués dès l'origine de la population, était de 21,00.

b) *Sélection montante M2A à partir de MST2* (tableau 1b, fig. 1).

La réponse de MST2 à une sélection montante ne s'est pas manifestée immédiatement et ce n'est qu'à la F4 qu'une première augmentation significative du nombre d'ovarioles, par rapport à celui de P1, a été observée. Les gains resteront cependant peu sensibles jusqu'à la F17, n'atteignant alors que 22 % par rapport

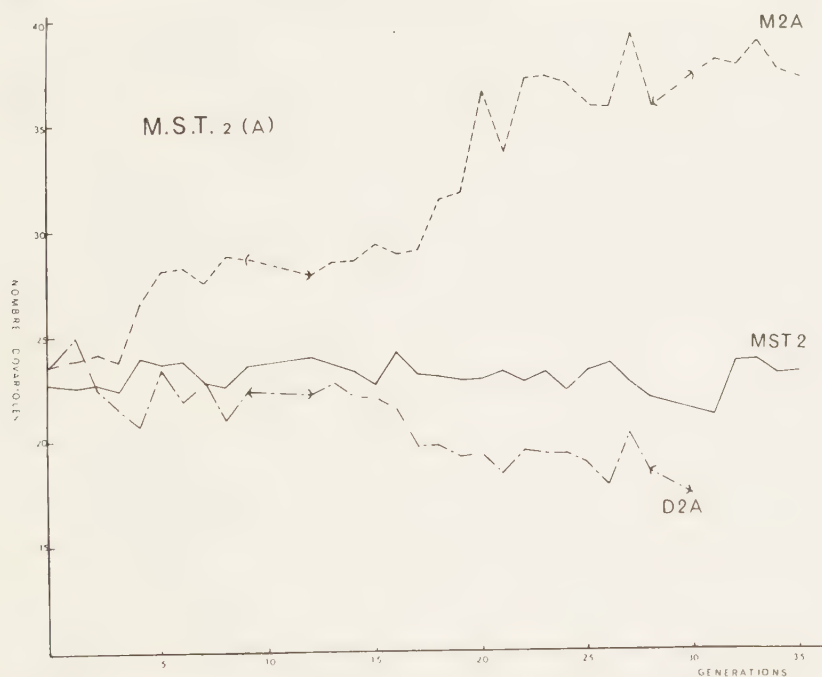


FIG. 1. Evolution des lignées montante M2A, descendante D2A et population témoin MST2 pendant la première expérience de sélection sur MST2.

TABLEAU Ib. Première expérience de sélection montante sur MST2 : lignée M2A

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1	100	23,91 $\pm$ 0,32	9,99	3,16 $\pm$ 0,22	13,22	0,56
F1	92	24,04 $\pm$ 0,42	16,02	4,00 $\pm$ 0,29	16,64	0,41
F2	100	24,28 $\pm$ 0,35	12,32	3,51 $\pm$ 0,25	14,46	0,46
F3	92	23,90 $\pm$ 0,37	12,74	3,57 $\pm$ 0,26	14,94	0,75
F4	100	26,77 $\pm$ 0,35	12,04	3,47 $\pm$ 0,25	12,96	0,54
F5	100	28,30 $\pm$ 0,32	9,92	3,15 $\pm$ 0,22	11,13	0,52
F6	66	28,45 $\pm$ 0,43	12,32	3,51 $\pm$ 0,31	12,34	0,39
F7	68	27,71 $\pm$ 0,43	12,82	3,58 $\pm$ 0,31	12,92	0,52
F8	68	28,97 $\pm$ 0,45	13,56	3,68 $\pm$ 0,32	12,70	0,28
F9	68	28,88 $\pm$ 0,57	22,00	4,69 $\pm$ 0,40	16,24	0,67
F12	66	28,11 $\pm$ 0,42	11,61	3,41 $\pm$ 0,30	12,13	0,45
F13	66	28,74 $\pm$ 0,43	12,47	3,53 $\pm$ 0,31	12,28	0,54
F14	82	28,78 $\pm$ 0,50	20,34	4,51 $\pm$ 0,35	15,67	0,22
F15	90	29,64 $\pm$ 0,33	9,72	3,11 $\pm$ 0,23	10,49	0,41
F16	62	29,09 $\pm$ 0,52	17,11	4,13 $\pm$ 0,37	14,20	0,33
F17	58	29,26 $\pm$ 0,66	24,87	4,99 $\pm$ 0,46	17,05	0,67
F18	86	31,84 $\pm$ 0,70	42,19	6,49 $\pm$ 0,49	20,38	0,73
F19	92	32,05 $\pm$ 0,48	21,01	4,58 $\pm$ 0,34	14,28	0,43
F20	100	36,97 $\pm$ 0,49	23,73	4,87 $\pm$ 0,34	13,17	0,45
F21	84	34,01 $\pm$ 0,50	21,25	4,61 $\pm$ 0,36	13,55	0,30
F22	100	37,61 $\pm$ 0,54	28,66	5,35 $\pm$ 0,38	14,22	0,41
F23	72	37,69 $\pm$ 0,70	35,46	5,95 $\pm$ 0,50	15,79	0,58
F24	76	37,42 $\pm$ 0,53	21,55	4,64 $\pm$ 0,38	12,40	0,31
F25	74	36,36 $\pm$ 0,57	24,31	4,93 $\pm$ 0,41	13,56	0,26
F26	72	36,32 $\pm$ 0,64	29,66	5,44 $\pm$ 0,45	14,98	0,53
F27	90	39,78 $\pm$ 0,60	32,96	5,74 $\pm$ 0,43	14,43	0,49
F28	74	36,30 $\pm$ 0,48	16,80	4,09 $\pm$ 0,34	11,27	0,37
F30	100	37,78 $\pm$ 0,47	22,47	4,74 $\pm$ 0,34	12,55	0,53
F31	80	38,55 $\pm$ 0,54	23,77	4,87 $\pm$ 0,39	12,63	0,32
F32	100	38,24 $\pm$ 0,41	16,68	4,08 $\pm$ 0,29	10,67	0,48
F33	100	39,42 $\pm$ 0,53	27,80	5,27 $\pm$ 0,37	13,37	0,46
F34	100	38,04 $\pm$ 0,61	36,68	6,05 $\pm$ 0,43	15,90	0,61
F35	74	37,70 $\pm$ 0,48	17,10	4,13 $\pm$ 0,34	10,95	0,28

$\bar{F}_m$ max. : F27; $\bar{m}$ max. : 39,78; % $\bar{m}$ max. : 66; $\bar{m}$ 5 d.g. : 38,39; % $\bar{m}$ 5 d.g. : 61; σ^2 : 20,69; $\bar{V}$: 13,76; $\bar{\rho}$: 0,46; h^2 : 0,34; % stér. : 13,05; % 1 ov. : 5,69.

Lignée élevée en bouteilles après :

3 mois	100	39,36 $\pm$ 0,65	41,91	6,47 $\pm$ 0,46	16,44	0,57
12 mois	100	39,17 $\pm$ 0,52	27,00	5,18 $\pm$ 0,37	13,22	0,71
16 mois	100	35,86 $\pm$ 0,46	21,54	4,64 $\pm$ 0,33	12,94	0,39
38 mois	100	35,13 $\pm$ 0,54	29,13	5,40 $\pm$ 0,38	15,36	0,56
8 ans	100	36,66 $\pm$ 0,50	25,28	5,03 $\pm$ 0,36	13,72	0,17

à la génération de départ. C'est donc surtout à partir de la F18 que la sélection s'est avérée efficace; la moyenne la plus élevée (39,78) a été notée à la F27, l'augmentation atteignant 66 % par rapport à la P1; ce niveau s'est à peu près maintenu par la

suite et la moyenne des cinq dernières générations (38,39) correspond à une augmentation de 61 %.

La variance présente de très fortes oscillations; elle devient surtout très élevée à partir de la F17, c'est-à-dire lorsque la sélection acquiert sa réelle efficacité. Le coefficient de variation subit également d'assez grandes fluctuations; sa moyenne, pour les 35 générations de l'expérience, est de 13,76.

Contrairement à ce que nous avons constaté jusqu'à présent, le coefficient de corrélation droite-gauche est assez peu variable, sa valeur moyenne étant 0,46.

La valeur de l'héritabilité réalisée est de 0,34 pour les 27 premières générations; elle ne peut toutefois être déterminée qu'avec une imprécision assez grande étant donné l'allure de la courbe de sélection.

Des femelles à un seul ovaire sont apparues dès la F1; elles ont figuré dans presque toutes les générations à partir de la F13; leur fréquence moyenne a été de 5,69 %.

C'est également à partir de la F13 que s'est manifestée une forte stérilité: neuf dénombrements seulement sur 32 ont pu être effectués sur 100 ovaires; cette stérilité a atteint un taux moyen de 13,05 %.

D'autre part, à mesure que la sélection progressait, certaines mouches ont présenté des ovaires de plus en plus déformés. A partir de la F20, la majorité des ovaires était formée de filaments très enchevêtrés, rendant fort difficiles les dénombrements. En outre, de nombreux mutants sont apparus: yeux blancs, bruns, pourpres, segments et ailes déformés; la plupart sont malheureusement morts quelques heures après avoir été placés dans des tubes contenant du milieu frais; les quelques rares mouches mutantes qui ont survécu se sont avérées stériles.

Une partie de ces anomalies est vraisemblablement due à des effets de consanguinité.

Une estimation de la fertilité en fin d'expérience, a montré que la descendance de la lignée M2A subissait, par rapport à celle de la population témoin MST2, une réduction de 46 % pour les cinq premiers jours de ponte, et de 57 % pour la période de ponte totale.

Fertilité de 10 femelles

	Cinq premiers jours	Descendance totale
MST2.....	3 093	6 645
M2A.....	1 667 soit 54 %	2 861 soit 43 %

Evolution de la lignée M2A après la fin de l'expérience de sélection montante (fig. 6).

La lignée M2A, élevée en bouteilles, a encore présenté, pendant l'année qui a suivi l'arrêt des sélections, une légère augmentation du nombre d'ovarioles par rapport à la moyenne correspondant aux cinq dernières générations sélectionnées, les chiffres se rapprochant de la moyenne la plus élevée rencontrée pendant la sélection. L'apparition de mutants et les effets de stérilité semblent alors avoir disparu. Lors des dénombrements effectués après 16 mois, 38 mois et huit ans, la moyenne s'est à peu près stabilisée à une valeur inférieure aux précédentes mais cependant encore assez proche de celle des cinq dernières générations sélectionnées. La variabilité est cependant restée assez grande; la moyenne du coefficient de variation, pour les cinq dénombrements, est en effet plus élevée (14,34) que celle qui a été observée pendant la sélection (13,76).

c) *Sélection descendante D2A à partir de MST2 (tableau 1c, fig. 1).*

La réponse à une sélection descendante, entreprise parallèlement à la sélection montante dont il vient d'être question, a été lente. Les moyennes du nombre d'ovarioles ont présenté, surtout au début, des fluctuations importantes d'une génération à l'autre; la F1 a même montré une augmentation significative par rapport à la génération parentale. C'est seulement à partir de la F14 que les moyennes deviennent significativement plus faibles que celle de P1. La plus forte diminution (27 %) a été observée à la F30 avec une moyenne de 17,50; mais il faut remarquer que le dénombrement correspondant n'a pu être effectué que sur 16 ovaires et risque donc d'être entaché d'une erreur assez importante. La stérilité rencontrée dès la F1 est devenue si intense que l'expérience n'a pu être poursuivie au-delà de la F30; sa fréquence a atteint 33,18 %. Mais les dénombrements des F20, F27 et F28 portaient déjà sur des nombres trop restreints de mouches pour offrir des garanties d'exactitude suffisantes. Pour cette raison, nous avons retenu, afin d'établir la moyenne des cinq « derniers » dénombrements, les chiffres des F22 à F26 : cette moyenne, 18,69, montre que la sélection n'a entraîné qu'une diminution de 22 % par rapport à la génération parentale.

TABLEAU Ic. Première expérience de sélection descendante sur MST2 : lignée D2A

	N	m	σ^2	σ	V	$\bar{p}$
P1.....	100	23,91 $\pm$ 0,32	9,99	3,16 $\pm$ 0,22	13,22	0,56
F1.....	92	25,06 $\pm$ 0,49	22,38	4,73 $\pm$ 0,35	18,87	0,77
F2.....	100	22,58 $\pm$ 0,37	13,40	3,66 $\pm$ 0,26	16,21	0,62
F3.....	88	21,69 $\pm$ 0,36	11,66	3,41 $\pm$ 0,26	15,72	0,55
F4.....	78	20,78 $\pm$ 0,50	19,88	4,45 $\pm$ 0,36	21,41	0,65
F5.....	92	23,51 $\pm$ 0,38	13,18	3,63 $\pm$ 0,27	15,44	0,19
F6.....	66	22,03 $\pm$ 0,31	6,36	2,52 $\pm$ 0,22	11,44	0,28
F7.....	54	22,91 $\pm$ 0,41	9,18	3,03 $\pm$ 0,29	13,23	0,39
F8.....	64	21,11 $\pm$ 0,40	10,30	3,21 $\pm$ 0,28	15,21	0,49
F9.....	70	22,51 $\pm$ 0,41	11,83	3,44 $\pm$ 0,29	15,28	0,60
F12.....	52	22,31 $\pm$ 0,50	12,78	3,57 $\pm$ 0,35	16,00	0,55
F13.....	66	22,82 $\pm$ 0,68	30,69	5,54 $\pm$ 0,48	24,28	0,33
F14.....	94	22,19 $\pm$ 0,30	8,36	2,89 $\pm$ 0,21	13,02	0,17
F15.....	100	22,16 $\pm$ 0,35	12,25	3,50 $\pm$ 0,25	15,79	0,34
F16.....	80	21,63 $\pm$ 0,32	8,40	2,90 $\pm$ 0,23	13,41	0,30
F17.....	66	19,79 $\pm$ 0,47	14,50	3,81 $\pm$ 0,33	19,25	0,60
F18.....	74	19,82 $\pm$ 0,34	8,38	2,89 $\pm$ 0,24	14,58	0,28
F19.....	66	19,26 $\pm$ 0,37	9,16	3,03 $\pm$ 0,26	15,73	0,52
F20.....	26	19,35 $\pm$ 0,72	13,38	3,65 $\pm$ 0,51	18,86	0,43
F21.....	56	18,50 $\pm$ 0,54	16,07	4,01 $\pm$ 0,38	21,68	0,51
F22.....	48	19,63 $\pm$ 0,61	17,85	4,22 $\pm$ 0,43	21,50	0,44
F23.....	42	19,45 $\pm$ 0,59	14,78	3,84 $\pm$ 0,42	19,74	0,49
F24.....	54	19,44 $\pm$ 0,47	12,07	3,47 $\pm$ 0,33	17,85	0,41
F25.....	58	19,02 $\pm$ 0,41	9,56	3,09 $\pm$ 0,29	16,25	0,27
F26.....	56	17,88 $\pm$ 0,41	9,43	3,07 $\pm$ 0,29	17,17	0,47
F27.....	22	20,45 $\pm$ 0,61	8,07	2,84 $\pm$ 0,43	13,89	0,45
F28.....	24	18,58 $\pm$ 0,59	8,49	2,91 $\pm$ 0,42	15,66	0,36
F30.....	16	17,50 $\pm$ 0,65	6,75	2,59 $\pm$ 0,46	14,80	0,35

Fm mini. : F30; m mini. : 17,50; % m mini. : 27; m 5 d.g. : 18,69; σ_0 m 5 d.g. : 22; σ^2 : 12,56; V : 16,75; $\bar{p}$: 0,45; h^2 : (—) 0,12; % stér. : 33,18; % l ov. : 14,29.

Lignée élevée en bouteilles après :

3 mois.....	100	20,24 $\pm$ 0,24	5,70	2,38 $\pm$ 0,17	11,76	0,50
12 mois.....	60	19,82 $\pm$ 0,27	4,48	2,11 $\pm$ 0,19	10,65	0,08
16 mois.....	100	21,08 $\pm$ 0,19	3,45	1,86 $\pm$ 0,13	8,81	0,35
38 mois.....	94	19,16 $\pm$ 0,26	6,50	2,55 $\pm$ 0,19	13,30	0,003
8 ans.....	100	19,53 $\pm$ 0,23	5,07	2,25 $\pm$ 0,16	11,53	0,25

Ajoutons que la présence de femelles à un seul ovaire a été observée dès la F1; le taux moyen de ces mouches, pendant la durée de l'expérience, est élevé (14,29 %).

La variance, qui a subi une forte augmentation dès la F1, présente ensuite d'assez larges fluctuations; sa valeur moyenne est 12,56; le coefficient de variation a également une valeur élevée, sa moyenne atteignant 16,75.

Le coefficient de corrélation droite-gauche atteint des valeurs assez élevées jusqu'à la F4, pour diminuer ensuite, en même temps qu'il présente des fluctuations notables. Sa moyenne, le résultat de la F30 étant exclu, est de 0,45.

L'hérédité réalisée, calculée sur l'ensemble de la sélection est de (—) 0,12. Les expériences relatives à la fertilité, effectuées à la F34, ont montré une diminution considérable de la descendance par rapport à celle de la population témoin MST2, comme le montrent les chiffres présentés dans le tableau ci-dessous.

Fertilité de dix femelles

	Les cinq premiers jours	Descendance totale
MST2.....	3 093	6 645
D2A.....	738 soit 24 %	2 601 soit 39 %

Evolution de la lignée D2A après la fin de l'expérience de sélection descendante (fig. 6).

Après trois mois d'élevage en bouteilles, la lignée D2A a présenté une augmentation significative du nombre d'ovarioles par rapport aux valeurs correspondant aux cinq dernières générations sélectionnées, la variabilité devenant plus faible. Lors des dénombrements effectués après 12, 16, 38 mois et huit ans, la moyenne s'est maintenue avec une valeur légèrement inférieure à celle de la population témoin MST2; la variabilité et le coefficient de corrélation droite-gauche de ces cinq dénombrements sont également moins élevés que pendant la sélection.

2. — *Résultats complémentaires concernant les premières expériences de sélections sur MST2*

a) *Evolution de la lignée descendante suivie sans sélection à partir de la F21 : lignée D2S (tableau IIa, fig. 2).*

Pour une partie de la population M2A, la sélection a été arrêtée à la F21 et les mouches suivies sans sélection. La persistance d'une stérilité importante (40,80 % de moyenne) fait que les dénombrements n'ont jamais été effectués sur 100 ovaires, et qu'aucun résultat ne peut être donné pour les générations F22,

TABLEAU IIa. MST2 : lignée descendante suivie sans sélection à partir de la F21 : D2S

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
(F21)	56	$18,50 \pm 0,54$	16,07	$4,01 \pm 0,38$	21,68	0,51
(F24)	38	$20,42 \pm 0,47$	8,50	$2,91 \pm 0,33$	14,25	0,68
(F25)	60	$20,87 \pm 0,40$	9,71	$3,11 \pm 0,28$	14,90	-0,05
(F26)	78	$21,17 \pm 0,26$	5,11	$2,26 \pm 0,18$	10,68	0,08
(F27)	62	$20,39 \pm 0,42$	11,20	$3,34 \pm 0,30$	16,38	0,60
(F34)	58	$20,50 \pm 0,39$	8,97	$2,99 \pm 0,28$	14,59	0,17

$\bar{\sigma}^2$: 8,70; $\bar{V}$: 14,16; $\bar{\rho}$: 0,33; % stér. : 40,80; % 1 ov. : 18,68.

Lignée élevée en bouteilles après :

3 mois	58	$20,91 \pm 0,29$	4,81	$2,19 \pm 0,20$	10,47	0,50
12 mois	80	$22,10 \pm 0,30$	6,74	$2,60 \pm 0,21$	11,75	0,48

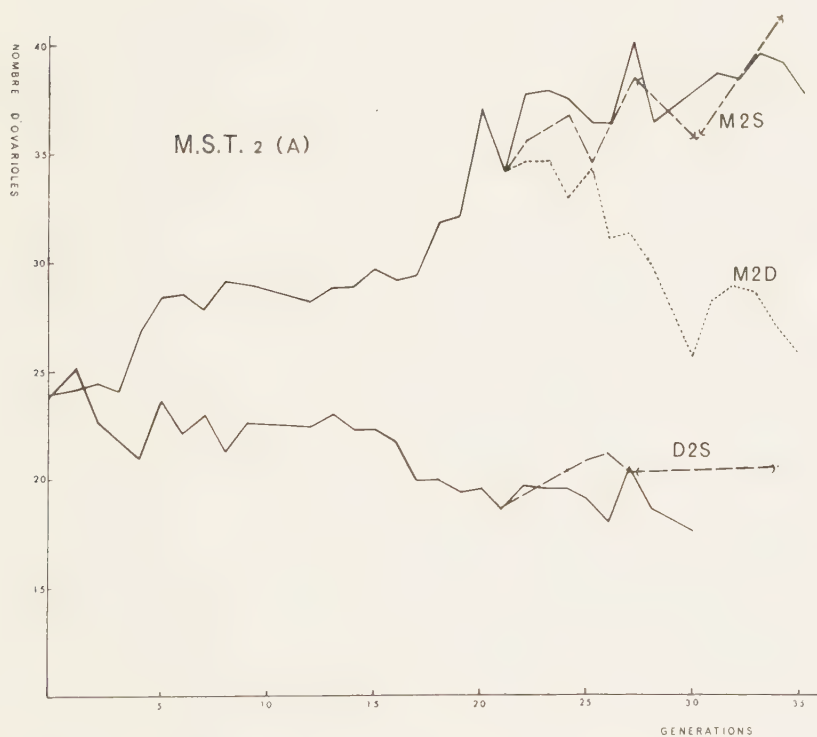


FIG. 2. Evolution des lignées montante M2S, descendante, D2S, suivies sans sélection à partir de la F21 et sélection descendante à partir de la F21 de la lignée montante M2D.

F23, F28 à F33 et F35. La F24 a montré par rapport à la F21 une augmentation significative du nombre d'ovarioles ($t = 3,84$) ⁽¹⁾.

Lors des dénombrements suivants, la moyenne est demeurée stable, avec une valeur sensiblement inférieure à celle de la population témoin MST2. Le nombre d'ovarioles de cette lignée tend ainsi à se rapprocher, sans toutefois l'atteindre, de la moyenne initiale.

Le coefficient de variation moyen (14,16) a été inférieur à celui de la lignée D2A (16,75); le coefficient de corrélation droite-gauche s'est montré très fluctuant, passant d'une valeur très élevée à une valeur négative. Sa moyenne, compte tenu de cette valeur négative, est de 0,33.

Dans chaque dénombrement, des femelles à un seul ovaire ont été observées; elles atteignaient, à la F34, le taux important de 42 %; leur fréquence moyenne a été, pour toute l'expérience, de 18,68 %.

Cette lignée, élevée en bouteilles après la F34, s'est révélée si fragile qu'elle n'a pu être conservée que pendant 12 mois; le nombre d'ovarioles avait alors retrouvé sa valeur initiale, la variabilité étant toutefois plus faible qu'à l'origine de MST2. Ce regain peut être attribué à l'effet de concurrence favorisant les mouches à nombre d'ovarioles élevé, résultant des conditions de l'élevage standard en bouteilles. Après un an, la lignée n'avait pas retrouvé toute sa vigueur et les effets de stérilité persistaient encore.

La perte de vigueur et la réduction de fertilité, dues aux effets de la sélection descendante, se sont cependant avérées irréversibles, l'arrêt de la sélection n'ayant pu remédier aux perturbations survenues au cours de cette sélection.

b) Sélection descendante à partir de la F21 de la lignée montante : lignée M2D (tableau IIb, fig. 2).

Lors des quatre premières générations, cette lignée est restée à peu près stationnaire. Ce n'est qu'à la génération correspondant à la F26 qu'une nette diminution de la moyenne a été enregistrée; cette réduction a progressé jusqu'à la F35, dernière génération sélectionnée, pour atteindre alors 24 % par rapport à la F21 (ce taux se réduit à 20 % si l'on considère la moyenne des trois

⁽¹⁾ Comme dans les expériences portant sur la population MST1, les numéros d'ordre des générations correspondent à ceux pour lesquelles la sélection était continuée.

TABLEAU IIb. MST2. Sélection descendante à partir de la F21 de la lignée montante : M2D

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
(F21)	84	34,01 $\pm$ 0,50	21,25	4,61 $\pm$ 0,36	13,55	0,30
(F22)	58	34,59 $\pm$ 0,62	22,23	4,71 $\pm$ 0,44	13,62	0,53
(F23)	96	34,61 $\pm$ 0,51	25,16	5,01 $\pm$ 0,36	14,48	0,36
(F24)	96	32,89 $\pm$ 0,46	20,44	4,52 $\pm$ 0,33	13,74	0,32
(F25)	88	34,26 $\pm$ 0,59	31,17	5,58 $\pm$ 0,41	16,30	0,61
(F26)	100	31,10 $\pm$ 0,47	21,67	4,66 $\pm$ 0,32	14,97	0,39
(F27)	94	31,34 $\pm$ 0,46	19,91	4,46 $\pm$ 0,32	14,24	0,57
(F28)	88	29,95 $\pm$ 0,56	27,60	5,24 $\pm$ 0,40	17,50	0,64
(F30)	66	25,55 $\pm$ 0,49	15,97	3,99 $\pm$ 0,35	15,62	0,49
(F31)	80	28,10 $\pm$ 0,54	23,39	4,83 $\pm$ 0,38	17,19	0,68
(F32)	94	28,79 $\pm$ 0,57	30,14	5,49 $\pm$ 0,40	19,07	0,69
(F33)	78	28,38 $\pm$ 0,49	18,98	4,35 $\pm$ 0,35	15,33	0,47
(F34)	100	27,03 $\pm$ 0,53	27,59	5,25 $\pm$ 0,37	19,42	0,68
(F35)	78	25,70 $\pm$ 0,39	12,14	3,48 $\pm$ 0,28	13,54	0,38

σ^2 : 22,72; V : 15,75; ρ : 0,51; % stér. : 14,15; % l ov. : 7,15.

Lignée élevée en bouteilles après :

3 mois	100	29,01 $\pm$ 0,37	10,61	3,26 $\pm$ 0,23	11,23	0,36
12 mois	100	26,48 $\pm$ 0,30	8,89	2,98 $\pm$ 0,21	11,25	0,08
38 mois	100	25,93 $\pm$ 0,23	5,33	2,31 $\pm$ 0,16	8,91	0,39
8 ans.....	100	25,93 $\pm$ 0,31	9,57	3,09 $\pm$ 0,22	11,92	0,52

dernières générations). Il est intéressant de constater que 14 générations de sélection descendante n'ont pas suffi pour retrouver le niveau initial de MST2.

Le coefficient de variation, avec une moyenne de 15,75, a été supérieur à celui qui correspond à la sélection montante (13,76) et légèrement inférieur à celui qui correspond à la sélection descendante (16,75). Le coefficient de corrélation droite-gauche a présenté des valeurs élevées, avec une moyenne de 0,51.

Une très forte stérilité (36 %) a été constatée dès la première génération de sélection inversée; par la suite, cette stérilité a été moins élevée, son taux moyen étant pourtant de 14,15 %; les femelles à un seul ovaire sont apparues avec une fréquence de 7,15 %.

Les dénombrements ont cependant pu être effectués à toutes les générations (¹). Un premier dénombrement, effectué trois mois

(¹) La F29 n'a pu être dénombrée pour les raisons personnelles de santé déjà évoquées.

après le transfert en bouteilles de la lignée M2D à la F35 (fig. 6), a révélé une augmentation significative du nombre d'ovarioles par rapport à la moyenne des trois dernières générations de sélection descendante; mais les chiffres correspondant aux dénombrements ultérieurs sont homogènes et se rapprochent du niveau atteint par M2D à la F35, la variabilité et le coefficient de corrélation droite-gauche étant toutefois plus faibles.

c) *Evolution de la lignée montante suivie sans sélection à partir de la F21 : lignée M2S (tableau IIc, fig. 2).*

Dès l'arrêt de la sélection montante, la lignée M2S a présenté une augmentation significative du nombre d'ovarioles par rapport à la F21. Ce nombre a subi par la suite quelques oscillations mais, dans l'ensemble, a montré une progression parallèle à celle de M2A. A la F34, la moyenne s'est élevée à son niveau le plus haut, d'ailleurs *paradoxalement* supérieur à celui que permettait d'atteindre la poursuite de la sélection montante, avec une augmentation de 21 % par rapport à la F21 et de 72 % par rapport à la génération initiale de MST2.

La variance a présenté de fortes fluctuations; le coefficient de variation, avec une moyenne de 17,93, est plus élevé que celui de

TABLEAU IIc. MST2. Lignée montante suivie sans sélection à partir de la F21 : M2S

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
(F21)	84	34,01 $\pm$ 0,50	21,25	4,61 $\pm$ 0,56	13,55	0,30
(F22)	84	35,56 $\pm$ 0,65	35,56	5,94 $\pm$ 0,46	16,71	0,47
(F24)	58	36,69 $\pm$ 1,08	67,79	8,23 $\pm$ 0,76	22,43	0,48
(F25)	54	34,54 $\pm$ 0,83	37,43	6,12 $\pm$ 0,61	17,72	0,45
(F26)	48	36,46 $\pm$ 1,24	73,58	8,57 $\pm$ 0,87	23,51	0,53
(F27)	44	38,25 $\pm$ 1,06	49,82	7,05 $\pm$ 0,75	18,43	0,38
(F30)	74	35,57 $\pm$ 0,72	38,62	6,21 $\pm$ 0,52	17,47	0,50
(F34)	100	41,12 $\pm$ 0,57	32,69	5,72 $\pm$ 0,40	13,90	0,24

$\bar{\sigma}^2$: 45,97; $\bar{V}$: 17,93; $\bar{\rho}$: 0,42; °, stér. : 34; °, 1 ov. : 12,17.

Lignée élevée en bouteilles après :

3 mois	80	35,89 $\pm$ 0,78	49,07	7,00 $\pm$ 0,49	19,50	0,53
12 mois	92	37,14 $\pm$ 0,68	42,18	6,49 $\pm$ 0,49	17,47	0,31
38 mois	100	20,44 $\pm$ 0,28	8,07	2,84 $\pm$ 0,20	13,89	0,53
8 ans.....	100	21,61 $\pm$ 0,32	10,42	3,23 $\pm$ 0,23	14,94	0,41

M2A (13,76) mais assez voisin de celui de D2A. Le coefficient de corrélation droite-gauche varie assez peu autour d'une moyenne de 0,42.

Ici encore, les élevages ont été perturbés par une très forte stérilité (34 %) qui s'est manifestée dès la F22 et n'a pas permis d'effectuer tous les dénombrements. De plus, la fréquence des femelles à un seul ovaire a été très élevée, atteignant une moyenne de 12,17 %. Bien que la stérilité ait semblé, à la F34, avoir diminué, il n'a pas été possible d'effectuer un dénombrement significatif à la génération suivante.

Lors des deux dénombrements effectués sur la lignée M2S, après trois mois et après un an d'élevage en bouteilles faisant suite à la F34, la moyenne, malgré une nette diminution par rapport à celle de la F34, est cependant demeurée assez voisine de celle qui correspond aux trois dernières générations sélectionnées, la variabilité restant d'ailleurs élevée.

Mais le nombre d'ovarioles a ultérieurement subi une chute brutale, difficilement explicable et qui tient peut-être à une contamination de l'élevage, au point que la moyenne, pour les dénombrements effectués après 38 mois et huit ans d'élevage en bouteilles, est tombée au-dessous du niveau de la population témoin MST2.

d) *Croisements entre la lignée montante et la lignée descendante* (tableau IIIa, fig. 3).

Croisements effectués à la F21. — Lors de leur premier croisement à la F21, les lignées montante et descendante avaient respectivement 36,44 et 18,50 comme nombre d'ovarioles moyen. Les mouches formant la génération parentale de la lignée descendante étant en nombre très restreint, beaucoup d'entre elles n'ayant qu'un seul ovaire, nous nous référerons aux données de la F21 de la lignée D2A, les valeurs des moyennes étant d'ailleurs très voisines; le coefficient de variation de cette lignée est toutefois particulièrement élevé.

A la F1, le nombre d'ovarioles est significativement inférieur à la moyenne des deux parents ($t = 3,55$); le coefficient de variation est proche de celui du parent issu de la sélection montante préalable. Plus élevée que celle de la F1, la moyenne de la F2 est en accord avec la moyenne théorique P; sa variabilité, sensiblement plus élevée que celle de la F1, reste toutefois assez proche de celle-ci.

Pour les croisements en retour, la moyenne de BC1 ($F1 \times P1$) est légèrement plus faible que la moyenne escomptée ($t = 2,04$)

TABLEAU IIIa. MST2. Croisement lignée montante par lignée descendante à la F21

	N	m	σ^2	σ	V
P1	36	36,44 $\pm$ 0,68	16,42	4,05 $\pm$ 0,48	11,12
P2	56	18,50 $\pm$ 0,54	16,07	4,01 $\pm$ 0,38	21,68
F1 (27,47).....	100	25,02 $\pm$ 0,34	11,66	3,41 $\pm$ 0,24	13,63
F2	100	27,69 $\pm$ 0,40	16,33	4,04 $\pm$ 0,29	14,59
BC1	100	29,26 $\pm$ 0,56	30,93	5,56 $\pm$ 0,36	19,00
BC2	100	23,88 $\pm$ 0,34	11,31	3,36 $\pm$ 0,24	14,07

Croisement lignée montante par lignée descendante à la F27

P1	24	39,17 $\pm$ 1,19	34,14	5,84 $\pm$ 0,84	14,92
P2	24	18,58 $\pm$ 0,59	8,49	2,91 $\pm$ 0,42	15,66
F1 (28,88).....	50	24,85 $\pm$ 0,51	15,60	3,94 $\pm$ 0,36	15,85
F2	100	28,71 $\pm$ 0,51	25,89	5,08 $\pm$ 0,36	17,69
BC1	84	32,06 $\pm$ 0,70	41,63	6,45 $\pm$ 0,50	20,12
BC2	88	21,65 $\pm$ 0,34	10,14	3,18 $\pm$ 0,24	14,69
F6	100	26,88 $\pm$ 0,50	24,75	4,97 $\pm$ 0,35	18,89

Lignée élevée en bouteilles après :

3 mois	100	27,93 $\pm$ 0,49	23,83	4,88 $\pm$ 0,35	17,47
12 mois	64	19,74 $\pm$ 0,26	6,54	2,56 $\pm$ 0,18	12,97
38 mois	100	22,06 $\pm$ 0,29	8,66	2,94 $\pm$ 0,21	13,34
8 ans	100	21,21 $\pm$ 0,29	8,61	2,93 $\pm$ 0,21	13,83

mais sa variabilité est très élevée, alors que la valeur pour BC2 (F1 $\times$ P2) est nettement plus forte que la moyenne théorique ($t = 3,93$), la variabilité étant très proche de celle de la F2.

Ces résultats ne coïncidant pratiquement jamais avec les valeurs théoriques auxquelles on doit s'attendre dans les cas d'additivité totale, l'estimation de la variance additive reste très aléatoire ainsi que celle que l'on peut en définir, par la formule de Mather, du nombre de gènes (8,53, donc 8 à 9) conditionnant le nombre d'ovarioles.

Croisements effectués à la F27. — D'autres croisements entre les lignées montantes et descendantes de MST2, ainsi que les croisements en retour correspondants, ont été repris à la 27^e génération de sélection.

La moyenne de P1 était dans ce second cas nettement supérieure à la valeur homologue du premier croisement, alors que les valeurs de P2, pour les deux croisements, étaient très voisines. De plus, si

les variances de P1 et de P2 avaient sensiblement même valeur lors du premier croisement alors que les coefficients de variation des parents étaient très différents, les valeurs des variances étaient, dans le second croisement, très dissemblables (celle de P1 étant très supérieure à celle de P2), tandis que leurs coefficients de variation avaient des valeurs très voisines.

Il faut remarquer que les effectifs de P1 et de P2 étaient très faibles lors du deuxième croisement.

La moyenne de F1 a été nettement inférieure à celle du parent moyen $\bar{P}$ ($t = 3,77$). Sa variance presque intermédiaire entre celle de P1 et de P2, se rapproche davantage, comme le coefficient de variation, des valeurs correspondantes de P2.

Bien qu'elle se soit située dans les limites de confiance de $\bar{P}$, la moyenne de la F2 a été plus élevée que celle de F1; sa variance et son coefficient de variation ont naturellement été plus élevés que ceux de la F1. A la F6, la moyenne du nombre d'ovarioles était

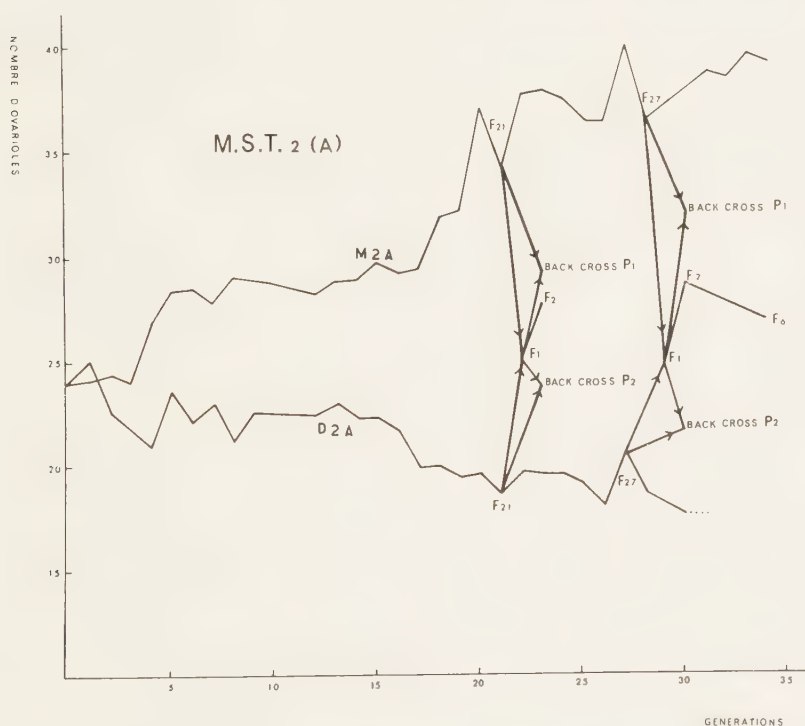


FIG. 3. Croisements entre la lignée montante M2A et la lignée descendante D2A effectués à la F21 et à la F27 sur MST2.

intermédiaire entre celles de la F1 et de la F2, la variabilité étant plus élevée.

Quant aux croisements en retour, leurs résultats, en ce qui concerne le nombre d'ovarioles, se sont avérés très proches des caractéristiques théoriques escomptées; pour BC1, la variance et le coefficient de variation ont atteint des valeurs très élevées, dépassant largement celles de la F2; le coefficient de variation de BC2 a été très comparable à celui de P1.

D'une façon générale, la variabilité, estimée par le coefficient de variation, a été nettement plus élevé dans le second croisement (à la F27) que dans le croisement précédent (à la F21), ce qui semble montrer que la variabilité s'est accrue au cours des dernières générations de sélection.

La lignée établie à partir du deuxième croisement, élevée en bouteilles, a présenté, après trois mois et par rapport à la F6, une légère augmentation du nombre d'ovarioles tout en conservant la même variabilité. Mais elle ne s'est pas maintenue à ce niveau et, après une nette diminution survenue au bout de 12 mois, s'est stabilisée à une valeur légèrement inférieure à celle de la population MST2; la variabilité, lors des trois derniers dénombrements, a nettement diminué.

En évaluant, sous toute réserve, la variance additive à partir de l'hérédité réalisée, elle-même estimée sur les 27 premières générations, le nombre de gènes conditionnant le nombre d'ovarioles serait, d'après la formule de Mather, très proche de 9; ce chiffre est en excellente concordance avec celui auquel nous conduisaient les résultats de la première expérience de croisements entre lignée montante et descendante de MST2.

e) *Croisements effectués entre la lignée montante M2A et la lignée descendante D1A quatre mois après la fin des premières expériences de sélection sur MST1 et MST2 (tableau IIIb, fig. 4).*

Les croisements, dont les résultats ont précédemment été présentés, n'ont guère fourni de précisions quant aux caractéristiques génétiques des populations MST1 et MST2.

Il était intéressant d'effectuer un ultime croisement entre les deux lignées les plus extrêmes que nous ayons obtenues, c'est-à-dire entre la lignée M2A et la lignée D1A, afin d'analyser les résultats d'un affrontement entre les structures géniques les plus opposées quant au caractère étudié.

TABLEAU IIIb. Croisement entre la lignée montante MST2 et la lignée descendante MST1

	N	m	σ^2	σ	V
P1	74	38,93 $\pm$ 0,63	29,88	5,46 $\pm$ 0,45	14,03
P2	92	18,45 $\pm$ 0,23	4,72	2,17 $\pm$ 0,16	11,76
F1 (28,69)	100	21,71 $\pm$ 0,22	4,87	2,21 $\pm$ 0,16	10,18
F2	100	22,70 $\pm$ 0,44	19,69	4,43 $\pm$ 0,31	19,52
BC1	100	28,09 $\pm$ 0,48	23,48	4,84 $\pm$ 0,34	17,23
BC2	96	18,63 $\pm$ 0,22	4,59	2,14 $\pm$ 0,15	11,49

Lignée élevée en bouteilles après :

7 mois	98	23,84 $\pm$ 0,39	14,77	3,84 $\pm$ 0,27	16,11
3 ans 1/2	100	24,12 $\pm$ 0,39	15,33	3,92 $\pm$ 0,28	16,23
7 ans	100	21,67 $\pm$ 0,28	7,86	2,80 $\pm$ 0,20	12,94

Ce dernier croisement a été réalisé quatre mois après la fin des premières expériences de sélection sur MST1 et MST2, en raison de la stabilité relative acquise à cette époque par les lignées sélectionnées élevées en bouteilles. La génération parentale P1



FIG. 4. Croisement entre la lignée montante MST2 et la lignée descendante MST1 effectué quatre mois après la fin des premières expériences sur MST1 et MST2.

(lignée M2A) présentait alors des caractéristiques très voisines de celles du dénombrement effectué sur cette lignée après trois mois d'élevage en bouteilles; malheureusement la génération parentale P2 (lignée D1A) avait déjà subi une nette augmentation du nombre d'ovarioles par rapport au dénombrement effectué sur cette lignée, trois mois après son transfert en bouteilles. De ce fait, les moyennes parentales différaient peu de celles qui correspondaient au deuxième croisement effectué à la F27 sur la population MST2; les effectifs étaient cependant beaucoup plus élevés et la variabilité de P2 nettement plus faible.

Cette fois encore, la moyenne de la F1 (21,71) a été significativement inférieure à celle du parent moyen (28,69), la différence observée étant particulièrement importante ($t = 13,69$); la variabilité de cette F1 a été extrêmement faible, et même inférieure à celle de P2.

Bien qu'elle ait été légèrement supérieure à celle de la F1, la moyenne de F2 était encore très éloignée de la valeur de $\bar{P}$; la variabilité, en revanche, s'est considérablement accrue. Les valeurs du nombre d'ovarioles correspondant aux croisements en retour ont également été significativement inférieures aux moyennes théoriques (pour BC1 : $t = 3,38$; pour BC2 : $t = 4,39$); la moyenne de BC2 était d'ailleurs très proche de celle de P2 et les coefficients de variations atteignaient des valeurs très voisines.

Une lignée constituée à partir de la F2 et élevée en bouteilles a montré, pendant trois ans et demi, une moyenne supérieure à celle de la F2, avec un coefficient de variation assez élevé. Après sept ans, la moyenne a diminué, sa valeur devenant légèrement inférieure à celle de la population MST2, avec une variabilité réduite. Ces résultats sont, en définitive, assez comparables à ceux qu'avaient fourni les premiers croisements.

L'estimation du nombre de gènes, par application de la formule de Mather à cette dernière expérience, est de l'ordre de 12. Ce nombre paraît plus satisfaisant que ceux qui avaient été obtenus jusqu'ici; encore faut-il tenir compte du fait que le deuxième croisement est loin d'avoir été réalisé entre mouches présentant les nombres d'ovarioles les plus extrêmes, observés lors de nos expériences.

D'après un calcul théorique, basé sur les moyennes extrêmes et sur une variance théorique de F2 estimée à 30 (la valeur la plus élevée a été 25,89), le nombre de gènes en cause peut être estimé

à 18. Ajoutons que ce nombre passerait à 28 si la variance de F2 n'était que de 20.

Ces évaluations, pour spéculatives qu'elles soient, semblent plus raisonnables que les chiffres précédemment proposés.

La moyenne de la F1 ayant été régulièrement inférieure à la moyenne arithmétique des parents, les gènes responsables du nombre d'ovarioles n'ont sûrement pas d'effets strictement additifs. On peut supposer que des effets d'épistasie se manifestent en faveur des nombres les plus faibles d'ovarioles. Des expériences complémentaires ont établi qu'il existait, en fait, à la F1, une tendance à une régulation de ce caractère vers un nombre moyen. Sans écarter les effets d'épistasie ou de dominance pouvant intervenir dans la détermination du nombre d'ovarioles, ces constatations basées sur 21 croisements auxquelles peuvent être ajoutés les résultats obtenus par BENATAR (1955), C. BEGOUT (1960) et M. THOMAS-ORILLARD (1961) permettent d'assimiler cette tendance à un mécanisme d'homéostasie génétique.

f) *Evolution de la lignée montante M2A mise en démomètres: populations MST22 et MST222 (tableau IV, fig. 5).*

La moitié environ des individus issus de la F35 de la lignée M2A a été placée dans une cage à population et soumise au régime S101; elle a constitué la population MST22, l'autre moitié étant conservée en bouteilles.

Le premier dénombrement, qui n'a pu être effectué que deux mois et demi plus tard, a permis de constater que la moyenne du nombre d'ovarioles avait considérablement diminué (32 %) par rapport à celle de la F35, la variabilité restant cependant très élevée.

Par la suite, la diminution de la moyenne s'est accentuée pour atteindre, après 205 jours (soit environ 17 générations), une valeur très proche de celle qui était réalisée dans la population MST2 à la même époque. Cette moyenne est demeurée stable, comme en témoignent les quatre dénombrements suivants, mais le coefficient de variation a légèrement diminué. Dans l'ensemble le coefficient de corrélation droite-gauche a montré des valeurs élevées, sa valeur moyenne étant de 0,62.

La forte diminution de la moyenne, observée dès le premier dénombrement, pourrait être imputée à une éventuelle contamination accidentelle de la population MST22.

TABLEAU IV. Evolution de la lignée montante mise en dénomètres : populations MST22-MST222

Nombre de jours	N	m	σ^2	σ	V	ρ
MST22						
77	100	25,75 $\pm$ 0,43	18,61	4,31 $\pm$ 0,30	16,74	0,71
83	100	26,62 $\pm$ 0,49	24,11	4,91 $\pm$ 0,34	18,41	0,74
98	58	25,22 $\pm$ 0,67	26,20	5,11 $\pm$ 0,47	20,36	0,78
125	100	24,46 $\pm$ 0,42	17,31	4,16 $\pm$ 0,29	17,00	0,63
139	100	24,32 $\pm$ 0,41	16,70	4,09 $\pm$ 0,29	16,82	0,48
181	100	24,08 $\pm$ 0,39	14,97	3,86 $\pm$ 0,27	16,03	0,67
205	100	22,60 $\pm$ 0,34	11,82	3,44 $\pm$ 0,26	15,21	0,71
219	100	22,99 $\pm$ 0,32	10,01	3,16 $\pm$ 0,22	13,75	0,41
233	100	22,44 $\pm$ 0,34	11,49	3,38 $\pm$ 0,24	15,06	0,46
245	100	21,91 $\pm$ 0,29	8,12	2,85 $\pm$ 0,20	13,01	0,44
259	70	22,07 $\pm$ 0,41	11,49	3,39 $\pm$ 0,29	15,36	0,79

$\bar{\sigma}^2$: 15,68; $\bar{V}$: 16,24; $\bar{\rho}$: 0,62.

MST222						
1	100	38,69 $\pm$ 0,61	37,63	6,13 $\pm$ 0,43	15,84	0,65
59	100	37,98 $\pm$ 0,62	38,76	6,22 $\pm$ 0,44	16,39	0,41
98	100	33,26 $\pm$ 0,69	47,41	6,88 $\pm$ 0,49	20,69	0,71
112	50	33,92 $\pm$ 0,88	38,71	6,22 $\pm$ 0,62	18,34	0,78
126	100	27,78 $\pm$ 0,54	29,31	5,41 $\pm$ 0,38	19,47	0,72
131	100	26,19 $\pm$ 0,48	23,05	4,80 $\pm$ 0,34	18,37	0,60
145	100	29,75 $\pm$ 0,50	25,10	5,01 $\pm$ 0,35	16,84	0,83
160	84	26,50 $\pm$ 0,48	19,21	4,38 $\pm$ 0,34	16,53	0,66
180	90	26,52 $\pm$ 0,60	32,94	5,73 $\pm$ 0,43	21,61	0,70
187	80	25,24 $\pm$ 0,36	10,45	3,23 $\pm$ 0,26	12,80	0,56
283	100	24,19 $\pm$ 0,28	7,86	2,80 $\pm$ 0,20	11,58	0,33
363	94	27,13 $\pm$ 0,47	21,01	4,58 $\pm$ 0,33	16,88	0,66
382	100	25,46 $\pm$ 0,43	18,76	4,33 $\pm$ 0,31	17,01	0,62
412	100	26,75 $\pm$ 0,32	10,24	3,20 $\pm$ 0,23	11,96	0,54

$\bar{\sigma}^2$: 26,47; $\bar{V}$: 16,90; $\bar{\rho}$: 0,63.

A partir de la lignée M2A élevée en bouteilles et qui présentait alors une moyenne plus forte que celle de la dernière génération sélectionnée, un nouvel essai a pu être effectué 120 jours après la fin de la première expérience (population MST222).

Le premier dénombrement a également révélé une diminution de la moyenne, moins importante que celle qui était survenue dans la population MST22. La réduction du nombre d'ovarioles a cependant été progressive et après 283 jours la moyenne était assez proche de celle de la population témoin MST2.

Par la suite, la moyenne de cette population MST222 s'est cependant stabilisée, pendant quelques générations, à un niveau

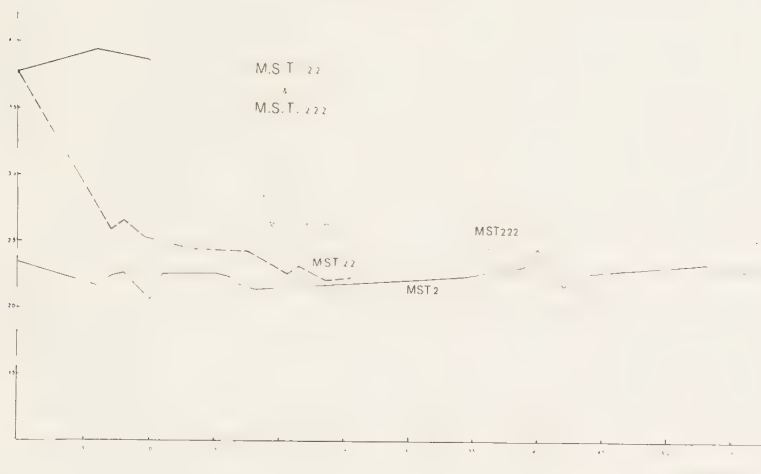


FIG. 5. Evolution de la lignée montante M2A mise en démomètres à la F35 : populations MST22 et MST222.

supérieur à celui de MST2. Au cours de 34 générations environ, pendant lesquelles la population a été suivie, la variabilité s'est montrée très fluctuante et le coefficient de corrélation droite-gauche très élevé (0,63).

La population MST222 a été conservée pendant six ans environ au laboratoire; tous les résultats qui la concernent ne peuvent être présentés dans ce travail, mais il convient de signaler que sa moyenne s'est longtemps stabilisée à un niveau très proche de celui de la population MST2 et qu'au moment où elle a été supprimée, sa moyenne se situait à un niveau plus proche de celui de la population MST1.

Il n'est donc pas possible d'affirmer que la population MST22 avait été contaminée, puisque la population MST222, tout en présentant une diminution du nombre d'ovarioles plus progressive, a abouti à des résultats peu différents; il semble, en tout cas, que l'entretien des populations en démomètres conduise plus ou moins rapidement à un retour de celles-ci vers un niveau moyen normal du nombre d'ovarioles.

g) *Nouveaux essais de sélections à partir des lignées M2A et D2A élevées en bouteilles après la F35 (tableau Va et b, fig. 6).*

D'autres sélections montante et descendante ont été effectuées à partir des lignées préalablement sélectionnées puis maintenues

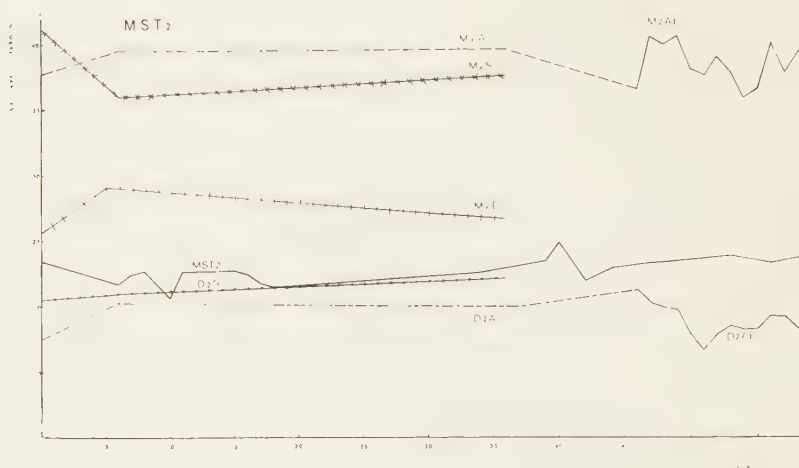


FIG. 6. Evolution des lignées montante M2A, descendante D2A, montante M2S et descendante D2S suivies sans sélection à partir de la F21, descendante à partir de la lignée montante M2D et de la population témoin MST2 après la fin de la première expérience de sélection pendant 12 mois. Nouvel essai de sélection montante M2Ab et descendante D2Ab à partir des lignées M2A et D2A.

en bouteilles pendant 16 mois. Les gains acquis par la sélection avaient été conservés par la lignée montante M2A au bout d'un an, alors que la moyenne pour la lignée descendante D2A avait sensiblement augmenté. On pouvait escompter que ces lignées, après un long repos, auraient récupéré suffisamment de vigueur pour être efficacement livrées à de nouvelles sélections.

ga) Nouvel essai de sélection montante à partir de la lignée M2A : lignée M2Ab (tableau Va).

La génération parentale présentait une moyenne nettement plus faible que celle qui avait été observée, quatre mois plus tôt, dans la lignée M2A élevée en bouteilles; dès la F1, ce niveau a été retrouvé; il s'est ensuite maintenu pendant trois générations. A partir de la F4, une diminution a été observée qui, malgré quelques fluctuations, n'a été temporairement interrompue qu'à la F10, où la moyenne a atteint à nouveau le niveau de la F1; mais, lors des deux générations suivantes, c'est encore une diminution qui a été notée. La moyenne des variances (37,27) et celle du coefficient de variation (15,93) sont plus élevées que lors de la première sélection. Le coefficient de corrélation droite-gauche a une moyenne de 0,47.

TABLEAU Va. Nouvelle sélection montante à partir de la lignée M2A élevée en bouteilles : lignée M2Ab

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P.....	100	35,86 $\pm$ 0,46	21,54	4,64 $\pm$ 0,33	12,94	0,39
F1.....	86	39,78 $\pm$ 0,55	26,15	5,11 $\pm$ 0,39	12,85	0,19
F2.....	100	39,26 $\pm$ 0,53	28,19	5,31 $\pm$ 0,38	13,53	0,47
F3.....	76	39,88 $\pm$ 0,74	41,06	6,41 $\pm$ 0,52	16,07	0,59
F4.....	96	37,47 $\pm$ 0,55	28,83	5,37 $\pm$ 0,39	14,33	0,45
F5.....	76	36,99 $\pm$ 0,54	22,10	4,70 $\pm$ 0,38	12,71	0,54
F6.....	78	38,26 $\pm$ 0,56	27,88	5,28 $\pm$ 0,40	13,80	0,38
F7.....	46	37,11 $\pm$ 1,15	60,46	7,78 $\pm$ 0,81	20,97	0,43
F8.....	78	35,18 $\pm$ 0,94	69,25	8,32 $\pm$ 0,67	23,65	0,69
F9.....	72	35,86 $\pm$ 0,71	36,22	6,02 $\pm$ 0,50	16,79	0,29
F10.....	76	39,42 $\pm$ 0,76	43,54	6,60 $\pm$ 0,54	16,74	0,56
F11.....	72	37,06 $\pm$ 0,70	35,28	5,94 $\pm$ 0,49	16,03	0,44
F12.....	70	38,67 $\pm$ 0,63	28,22	5,31 $\pm$ 0,45	13,73	0,56

Fm max. : F3; m max. : 39,88; σ_o mmax. : 11,21; m 5 d.g. : 37,24; σ_o m 5 d.g. : 3,85; σ^2 : 37,27; V : 15,93; ρ : 0,47; σ_o stér. : 22,83; σ_o 1 ov. : 12,31.

La stérilité qui semblait nulle dans les dénombrements effectués sur la lignée élevée en bouteilles est apparue dans cette sélection avec une grande intensité (22,83 %); le nombre de mouches à un seul ovaire atteignait un taux de 12,31 %.

gb) Nouvel essai de sélection descendante à partir de la lignée D2A : lignée D2Ab (tableau Vb).

L'augmentation de la moyenne constatée sur la lignée D2A, élevée en bouteilles au-delà de la F35, a atteint après 16 mois, 20,46 %. La réponse à la sélection descendante a été sensible jusqu'à la F5 où l'on a observé une réduction du nombre d'ovarioles de 22 %; la moyenne, alors obtenue, était donc légèrement inférieure à celle de la dernière génération de sélection de la première expérience.

Mais par la suite, la moyenne a augmenté et la diminution n'était plus, après 12 générations, que de 14 % par rapport à la génération parentale; elle ne témoigne d'aucune réduction du nombre d'ovarioles par rapport aux cinq dernières générations de sélection de la première expérience. Devant le peu d'efficacité de cette sélection, l'expérience a été interrompue à la douzième génération. Le coefficient de variation moyen (14,72) et le coefficient de corrélation droite-gauche moyen (0,37) ont été moins élevés que lors de la première sélection descendante.

TABLEAU Vb. Sélection descendante à partir de la lignée D2A élevée en bouteilles : lignée D2Ab

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P.....	100	21,08 $\pm$ 0,19	3,45	1,86 $\pm$ 0,13	8,81	0,35
F1.....	80	20,08 $\pm$ 0,30	7,32	2,71 $\pm$ 0,21	13,48	0,40
F2.....	66	19,73 $\pm$ 0,24	3,65	1,91 $\pm$ 0,17	9,68	0,50
F3.....	50	19,50 $\pm$ 0,43	9,13	3,02 $\pm$ 0,30	15,49	0,30
F4.....	40	17,68 $\pm$ 0,53	11,35	3,37 $\pm$ 0,38	19,06	0,62
F5.....	26	16,39 $\pm$ 0,45	5,54	2,36 $\pm$ 0,32	14,37	0,33
F6.....	38	17,68 $\pm$ 0,57	12,22	3,49 $\pm$ 0,40	19,74	0,48
F7.....	26	18,27 $\pm$ 0,58	8,66	2,94 $\pm$ 0,41	16,09	0,49
F8.....	44	17,98 $\pm$ 0,44	8,72	2,95 $\pm$ 0,31	16,41	0,53
F9.....	56	18,04 $\pm$ 0,32	5,92	2,43 $\pm$ 0,23	13,47	0,12
F10.....	64	18,99 $\pm$ 0,27	4,49	2,12 $\pm$ 0,19	11,16	0,36
F11.....	72	18,96 $\pm$ 0,29	6,12	2,47 $\pm$ 0,21	13,05	0,08
F12.....	36	18,11 $\pm$ 0,44	7,04	2,65 $\pm$ 0,31	14,65	0,20

$\bar{Fm}$ mini. : F5; $\bar{m}$ mini. : 16,39; % $\bar{m}$ mini. : 22,25; $\bar{m5}$ d.g. : 18,42; % $\bar{m5}$ d.g. : 12,62; σ^2 : 7,51; $\bar{V}$: 14,72; $\bar{\rho}$: 0,37; % stér. : 50,17; % 1 ov. : 26,54.

La stérilité qui avait été très importante lors des dernières générations de sélection descendante et semblait avoir nettement régressé depuis que la lignée était élevée en bouteilles est réapparue dès la F1, atteignant à la F5 et à la F7 un taux de 74 %. Pour l'ensemble de l'expérience, elle a atteint 50,17 %, le taux des femelles à un seul ovaire étant élevé (26,54 %).

Cette expérience s'est soldée par un échec puisqu'il n'a pas été possible d'outrepasser les niveaux atteints par les sélections montante et descendante lors de la première expérience qui avait donc permis d'obtenir les valeurs maximales du nombre d'ovarioles. Bien qu'elle ait fortement perturbé les lignées, la stérilité ne semble pas totalement responsable de l'inefficacité des nouvelles sélections entreprises.

CONCLUSIONS DES PREMIÈRES EXPÉRIENCES PORTANT SUR MST2

Les premières expériences effectuées à partir de la population MST2 autorisent les conclusions suivantes :

a) Une nette asymétrie a été observée dans les réponses aux sélections montante et descendante. La sélection montante a conduit à une augmentation du nombre d'ovarioles de 66 % en 27 générations, alors que la sélection descendante n'a entraîné,

en 30 générations, qu'une diminution de la moyenne de 27 %; cette asymétrie est d'ailleurs exprimée par l'héritabilité réalisée qui était de 0,34 pour la sélection montante et de (-) 0,12 pour la sélection descendante. La variabilité a été plus élevée dans la lignée descendante, mais les coefficients de corrélation droite-gauche ont été semblables pour les lignées ascendante et descendante.

b) Lorsqu'elles ont été élevées en bouteilles après la F35, les lignées M2A et D2A ont montré, au cours de la première année, une augmentation de la moyenne; mais alors que la lignée D2A a conservé pendant huit ans un niveau assez stable inférieur à celui de la population MST2, une légère diminution a été constatée dans la lignée M2A qui s'est maintenue cependant, pendant le même laps de temps, à une valeur très proche de celle qui correspond aux cinq dernières générations de sélection.

Assez élevée dans la lignée M2A, la variabilité est devenue beaucoup plus faible dans la lignée D2A pour laquelle le coefficient de corrélation droite-gauche moyen a diminué au point de ne plus être significatif.

Ces résultats confirment l'avantage certain que présentent les mouches possédant un nombre élevé d'ovarioles par rapport à celles dont le nombre d'ovarioles est faible.

c) Les lignées, constituées à la F21 et maintenues dans les conditions expérimentales antérieures mais sans sélection, ont montré, en 13 générations pour D2S, une tendance à récupérer la moyenne de la population MST2 et, pour M2S, une augmentation du nombre d'ovarioles conduisant à des chiffres jamais atteints. La variabilité de la lignée D2S est devenue plus faible, mais celle de la lignée M2S, très fluctuante, s'est montrée plus élevée que pendant la sélection montante.

Une troisième expérience de sélection descendante portant, à partir de la F21, sur la lignée montante, n'a pas permis, en 14 générations, de retrouver la moyenne de la population témoin. Son coefficient de variation, assez voisin de celui de la lignée M2A est moins élevé que celui de la lignée D2A, mais son coefficient de corrélation droite-gauche a présenté une valeur plus forte que pendant les sélections montante et descendante.

Elevées en bouteilles après la F35, ces trois lignées ont réagi différemment. La moyenne du nombre d'ovarioles, pour la lignée D2S, a légèrement augmenté sans toutefois recouvrer le niveau de la population témoin, alors que pour les deux autres lignées M2S

et M2D, les moyennes ont diminué. La lignée D2A s'est cependant maintenue à un niveau voisin de celui des dernières générations de sélection; la diminution très brutale subie par la lignée M2S (qui avait conservé pendant un an une moyenne très élevée, proche des derniers résultats obtenus par la sélection) fait soupçonner que cette lignée a été contaminée par des mouches étrangères, les lignées sélectionnées pour les nombres élevés d'ovarioles s'étant, par ailleurs, maintenues à des valeurs très élevées.

Ces expériences complémentaires établissent que les lignées tendent à acquérir un nombre d'ovarioles plus élevé après arrêt de la sélection et montrent qu'une sélection descendante est peu opérante même à partir de mouches à grand nombre d'ovarioles. La remontée de la moyenne de la lignée M2S implique que cette lignée a acquis une certaine homozygotie mais que les effets cumulés de consanguinité n'ont pas permis une totale expansion du caractère sélectionné.

d) Les expériences de sélection sur MST2 ont toutes été perturbées par une stérilité plus ou moins forte. Celle-ci a été plus manifeste, et les femelles à un seul ovaire plus nombreuses, dans la lignée descendante que dans la lignée montante; c'est également dans la lignée D2A que la plus forte baisse de fertilité, établie sur les cinq premiers jours de ponte a été observée; cette fertilité s'est réduite au 24 centièmes de celle de la population MST2, alors qu'elle était de 54 % par rapport à cette dernière pour M2A.

Une stérilité également très élevée s'est maintenue dans les lignées pour lesquelles la sélection a été arrêtée à la F21, ne permettant pas l'entretien en bouteilles de la lignée D1S au-delà d'un an; la fréquence des femelles à un seul ovaire a été également très élevée. La stérilité a été beaucoup moins importante dans la lignée M2D. Ces observations confirment les résultats obtenus à partir de la population MST1 pour lesquelles il avait été suggéré que l'arrêt de la sélection, en libérant une forte variabilité, permettait l'apparition d'individus extrêmes, entraînant, vraisemblablement par là, une forte stérilité.

e) Des croisements effectués à la F21 et à la F27 entre individus appartenant aux lignées montante et descendante ont montré que la F1 a toujours un nombre d'ovarioles significativement plus faible que celui du parent moyen. Un autre croisement entre la lignée montante MST2 et la lignée descendante MST1 a conduit à des moyennes inférieures aux valeurs théoriques escomptées, non

seulement pour la F1 mais également pour la F2 et les croisements en retour BC1 et BC2.

Le nombre de gènes conditionnant le nombre d'ovarioles peut être estimé à 9 d'après les résultats des deux premiers croisements et à 12 d'après ceux du troisième croisement. Ces estimations sont sûrement sujettes à caution et probablement inférieures aux chiffres réels.

f) Les deux populations, constituées à partir de la F35 de la lignée M2A et maintenues en démomètres, regagnent, en un laps de temps plus ou moins long, le niveau de la population initiale; ce résultat confirme la tendance, déjà décelée antérieurement sur d'autres populations, que présentent toutes les populations élevées en démomètres à s'équilibrer à un nombre moyen d'ovarioles.

B. — RÉSULTATS D'UN AUTRE ESSAI DE SÉLECTION SUR LA POPULATION MST2

Une deuxième série de sélections expérimentales a été entreprise sur MST2 à la 120^e génération de cette population, soit un peu plus de trois ans et demi après la fin de la première expérience; elle est en tous points (date, conditions expérimentales) comparable au troisième essai de sélection effectué sur MST1.

1. — Deuxième expérience de sélection sur MST2

a) Population témoin MST2 (tableau VIa, fig. 7).

La population MST2 qui avait été régulièrement analysée depuis sa fondation s'est montrée relativement stable pendant la période durant laquelle ont été suivies, par ailleurs, les 35 générations de sélections : sa moyenne (22,59) est légèrement inférieure à celle de la population témoin pour la période correspondant à la première série (23,25); ce fait est surtout imputable à des valeurs particulièrement faibles, observées à certaines générations (notamment la F21).

La variabilité n'a pas diminué; le coefficient de variation (14,01) et le coefficient de corrélation droite-gauche établi pour une période comparable (0,53) ont des valeurs respectivement supérieures à

TABLEAU VIa. Population témoin pendant la deuxième expérience de sélection sur MST2

	N	m	σ^2	σ	V
(P)	130	23,38 $\pm$ 0,34	15,33	3,92 $\pm$ 0,24	16,75
(F2)	100	22,86 $\pm$ 0,33	10,84	3,29 $\pm$ 0,23	14,39
(F5)	100	23,31 $\pm$ 0,33	10,71	3,27 $\pm$ 0,23	14,03
(F6)	72	23,33 $\pm$ 0,42	12,50	3,54 $\pm$ 0,29	15,17
(F7)	100	23,83 $\pm$ 0,30	8,90	2,98 $\pm$ 0,21	12,51
(F8)	100	22,34 $\pm$ 0,35	12,34	3,51 $\pm$ 0,25	15,71
(F9)	100	22,99 $\pm$ 0,32	10,45	3,23 $\pm$ 0,23	14,05
(F10)	100	22,79 $\pm$ 0,35	12,47	3,53 $\pm$ 0,25	15,49
(F11)	48	21,48 $\pm$ 0,46	10,25	3,20 $\pm$ 0,33	14,90
(F13)	100	21,95 $\pm$ 0,29	8,61	2,93 $\pm$ 0,21	13,35
(F15)	100	21,98 $\pm$ 0,25	6,40	2,53 $\pm$ 0,18	11,51
(F21)	100	20,92 $\pm$ 0,29	8,65	2,94 $\pm$ 0,21	14,05
(F23)	100	22,38 $\pm$ 0,23	5,34	2,31 $\pm$ 0,16	10,32
(F25)	100	22,04 $\pm$ 0,28	7,86	2,80 $\pm$ 0,20	12,70
(F26)	100	23,05 $\pm$ 0,35	12,05	3,47 $\pm$ 0,25	15,05
(F28)	100	21,88 $\pm$ 0,25	6,07	2,46 $\pm$ 0,17	11,24
(F30)	100	22,49 $\pm$ 0,32	9,97	3,16 $\pm$ 0,22	14,05
(F31)	100	23,38 $\pm$ 0,28	7,96	2,82 $\pm$ 0,20	12,06
(F33)	100	22,29 $\pm$ 0,28	7,80	2,79 $\pm$ 0,20	12,53
(F35)	100	23,86 $\pm$ 0,40	15,60	3,95 $\pm$ 0,28	16,55

$\bar{m}$: 22,59; $\bar{\sigma}^2$: 10,27; $\bar{V}$: 14,01.

celles qui avaient été obtenues durant la période correspondant à la première expérience de sélection.

b) *Sélection montante de la deuxième expérience sur MST2 : lignée M2B (tableau VIb, fig. 7).*

La réponse à la sélection montante a été assez rapide puisque, dès la F4, la moyenne du nombre d'ovarioles différait significativement de celle de P1 ($t = 4,27$). Cependant, l'augmentation n'a été surtout sensible qu'à partir de la F8.

La moyenne maximale a été atteinte à la F30 (53,05) avec une augmentation de 127 % par rapport à la génération parentale, la moyenne des cinq dernières générations (48,61) correspondant encore à un gain de 108 %.

L'héritabilité réalisée présente, pour les 30 premières générations, une valeur de 0,36.

La variance s'est avérée assez fluctuante, atteignant des valeurs très élevées à partir de la F24; sa moyenne a été de 23,35. Cependant le coefficient de variation moyen a été d'un ordre de grandeur

normal (12,84) et le coefficient de corrélation droite-gauche, assez stable, a eu pour moyenne 0,51.

Contrairement à ce que l'on pouvait supposer, étant donné les nombres extrêmes obtenus, la stérilité a été faible et n'a commencé à se manifester qu'à partir de la F5; tous les dénombrements ont d'ailleurs pu être effectués et la plus forte stérilité a été rencontrée à la dernière génération sélectionnée; le taux moyen de stérilité a été de 3,16 %.

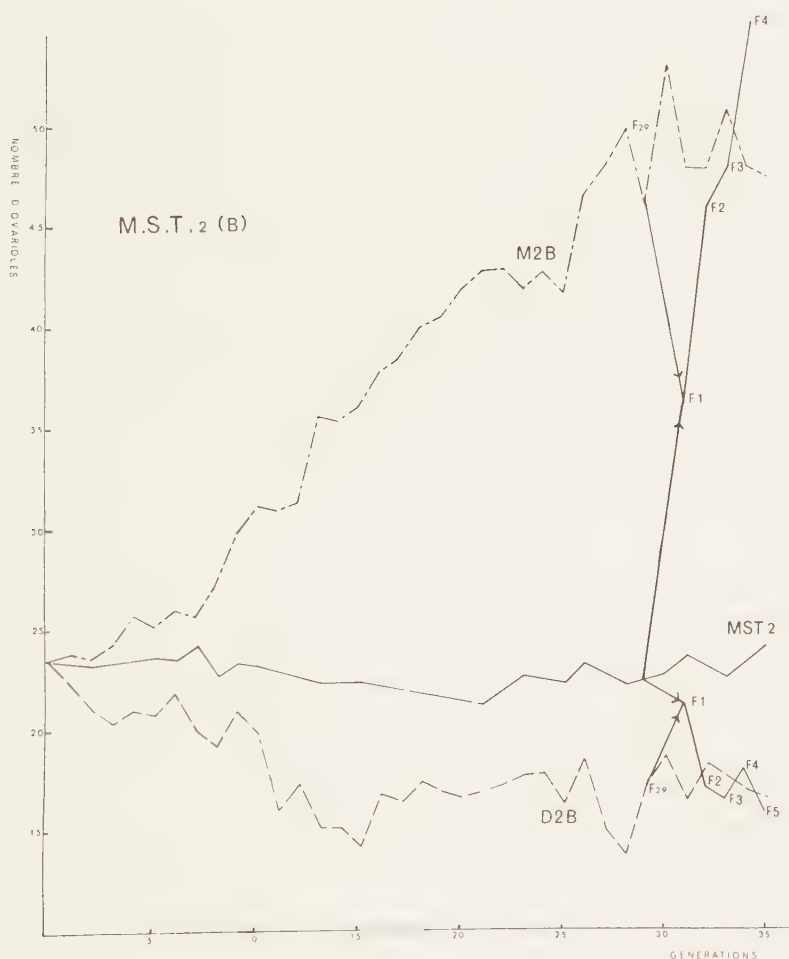


FIG. 7. Evolution des lignées montante M2B, descendante D2B et population témoin MST2 pendant la deuxième expérience de sélection sur MST2, sélection montante à partir des backcross M2B $\times$ MST2 et descendante à partir de D2B $\times$ MST2.

TABLEAU VIb. Sélection montante de la deuxième expérience de sélection sur MST2 : lignée M2B

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1.....	130	23,38 $\pm$ 0,34	15,33	3,92 $\pm$ 0,24	16,74	0,69
F1.....	100	23,68 $\pm$ 0,29	9,58	3,09 $\pm$ 0,21	13,07	0,47
F2.....	100	23,54 $\pm$ 0,36	13,23	3,63 $\pm$ 0,26	15,45	0,41
F3.....	100	24,16 $\pm$ 0,38	15,38	3,92 $\pm$ 0,27	16,23	0,52
F4.....	100	25,69 $\pm$ 0,38	14,09	3,74 $\pm$ 0,26	14,58	0,58
F5.....	86	25,07 $\pm$ 0,38	13,06	3,61 $\pm$ 0,27	14,42	0,45
F6.....	92	25,93 $\pm$ 0,52	24,93	4,99 $\pm$ 0,37	19,25	0,75
F7.....	100	25,61 $\pm$ 0,37	13,98	3,73 $\pm$ 0,26	14,60	0,49
F8.....	100	27,10 $\pm$ 0,48	23,02	4,79 $\pm$ 0,34	17,70	0,72
F9.....	100	29,84 $\pm$ 0,44	18,99	4,35 $\pm$ 0,31	14,60	0,54
F10.....	100	31,09 $\pm$ 0,45	20,61	4,54 $\pm$ 0,32	14,60	0,56
F11.....	92	30,93 $\pm$ 0,45	18,77	4,33 $\pm$ 0,32	14,00	0,63
F12.....	100	31,28 $\pm$ 0,45	20,41	4,51 $\pm$ 0,32	14,44	0,73
F13.....	100	35,58 $\pm$ 0,38	14,70	3,83 $\pm$ 0,27	10,77	0,41
F14.....	100	35,35 $\pm$ 0,42	17,37	4,16 $\pm$ 0,29	11,79	0,51
F15.....	100	36,14 $\pm$ 0,45	20,26	4,50 $\pm$ 0,32	12,45	0,59
F16.....	100	37,83 $\pm$ 0,40	15,98	3,99 $\pm$ 0,28	10,56	0,48
F17.....	100	38,62 $\pm$ 0,37	13,36	3,65 $\pm$ 0,26	9,46	0,33
F18.....	96	39,99 $\pm$ 0,40	15,05	3,87 $\pm$ 0,28	9,70	0,56
F19.....	100	40,59 $\pm$ 0,51	25,46	5,04 $\pm$ 0,36	12,43	0,66
F20.....	96	41,96 $\pm$ 0,41	16,42	4,05 $\pm$ 0,29	9,65	0,55
F21.....	100	42,94 $\pm$ 0,39	15,38	3,92 $\pm$ 0,28	9,13	0,28
F22.....	94	42,97 $\pm$ 0,45	19,40	4,40 $\pm$ 0,32	10,24	0,45
F23.....	98	42,00 $\pm$ 0,44	18,65	4,31 $\pm$ 0,31	10,28	0,43
F24.....	100	42,91 $\pm$ 0,50	24,70	4,97 $\pm$ 0,35	11,58	0,38
F25.....	100	41,81 $\pm$ 0,53	28,47	5,33 $\pm$ 0,38	12,76	0,60
F26.....	100	46,84 $\pm$ 0,68	45,81	6,77 $\pm$ 0,48	14,45	0,68
F27.....	100	48,23 $\pm$ 0,61	36,65	6,05 $\pm$ 0,43	12,55	0,58
F28.....	100	50,04 $\pm$ 0,58	33,59	5,79 $\pm$ 0,41	11,58	0,25
F29.....	100	46,22 $\pm$ 0,73	53,41	7,30 $\pm$ 0,52	15,81	0,52
F30.....	100	53,05 $\pm$ 0,63	40,18	6,33 $\pm$ 0,45	11,94	0,42
F31.....	100	48,10 $\pm$ 0,51	26,18	5,11 $\pm$ 0,36	10,63	0,50
F32.....	78	48,01 $\pm$ 0,61	29,20	5,40 $\pm$ 0,43	11,25	0,34
F33.....	96	51,04 $\pm$ 0,59	33,72	5,80 $\pm$ 0,42	11,37	0,51
F34.....	100	48,27 $\pm$ 0,63	40,00	6,32 $\pm$ 0,45	13,10	0,48
F35.....	100	47,63 $\pm$ 0,71	37,28	6,10 $\pm$ 0,50	12,81	0,49

$\bar{m}$ max. : F30; $\bar{m}$ max. : 53,05; % $\bar{m}$ max. : 127; $\bar{m}$ 5 d.g. : 48,61; % $\bar{m}$ 5 d.g. : 108; $\bar{\sigma}^2$: 23,35; $\bar{V}$: 12,84; $\bar{\rho}$: 0,51; h^2 : 0,36; % stér. à partir de F5 : 3,16; % 1 ov. : 2,24.

Lignée élevée en bouteilles après :

1 mois 1, 2.....	100	50,71 $\pm$ 0,56	31,21	5,59 $\pm$ 0,40	11,02	0,31
8 mois.....	100	47,76 $\pm$ 0,52	26,72	5,17 $\pm$ 0,37	10,82	0,33
14 mois.....	100	49,13 $\pm$ 0,67	44,83	6,70 $\pm$ 0,47	13,63	0,43
4 ans.....	100	27,19 $\pm$ 0,35	12,35	3,51 $\pm$ 0,25	12,92	0,55

Les femelles à un seul ovaire ont été rencontrées fréquemment mais dans une proportion très faible, leur moyenne étant de 2,24 %.

Evolution de la lignée M2D après la fin de la deuxième expérience de sélection.

Elevée en bouteilles après la F35, cette lignée s'est pratiquement maintenue pendant les 14 premiers mois au niveau acquis à la fin de la deuxième expérience de sélection. Cependant, le dénombrement effectué après quatre ans a montré une diminution de près de moitié du nombre d'ovarioles; cette réduction est si importante qu'il y a tout lieu de la considérer comme anormale et de supposer qu'elle a été provoquée par une contamination exogène de la lignée étudiée.

c) *Sélection descendante de la deuxième expérience sur MST2 : lignée D2B (tableau VIc, fig. 7).*

La réponse à la sélection descendante a été peu sensible pendant les dix premières générations. La moyenne de la F1 diffère cependant significativement de celle de P1 ($t = 2,21$); mais c'est surtout entre la F10 et la F15 que la sélection s'est montrée très efficace. La F16 a témoigné d'une remontée notable, les valeurs correspondant aux générations ultérieures (à l'exception des F27 et F28) s'alignent pratiquement en une sorte de plateau. C'est d'ailleurs à la F28 que la moyenne minimale, assez exceptionnelle, a été atteinte, avec une diminution de 43 %. La moyenne des cinq dernières générations (16,90) ne correspond plus, en effet, qu'à une baisse de 28 %.

L'héritabilité réalisée n'a pu être appréciée que sur les 15 premières générations; sa valeur est de $(-)$ 0,32.

La variance, peu élevée jusqu'à la F8, est devenue, par la suite, très fluctuante, ne diminuant progressivement qu'à partir de la F28 : sa moyenne est de 11,66.

Le coefficient de variation a atteint des valeurs très élevées; sa moyenne (19,32) correspond à la plus forte variabilité enregistrée au cours de toutes nos expériences.

Le coefficient de corrélation droite-gauche, dont cinq valeurs ne sont pas significatives, a pour moyenne 0,47.

Evolution de la lignée D2B après la fin de la deuxième expérience de sélection.

La lignée D2B, élevée en bouteilles après la F35, a présenté, après six semaines, une légère augmentation du nombre d'ovarioles

TABLEAU VIc. Sélection descendante de la deuxième expérience de sélection sur MST2 : lignée D2B

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1.....	130	23,38 $\pm$ 0,34	15,33	3,92 $\pm$ 0,24	16,74	0,69
F1.....	92	22,28 $\pm$ 0,36	11,98	3,47 $\pm$ 0,26	15,53	0,40
F2.....	100	21,00 $\pm$ 0,35	11,94	3,45 $\pm$ 0,24	16,45	0,64
F3.....	72	20,25 $\pm$ 0,38	10,59	3,25 $\pm$ 0,27	16,10	0,42
F4.....	100	20,76 $\pm$ 0,32	10,00	3,16 $\pm$ 0,22	15,23	0,29
F5.....	94	20,64 $\pm$ 0,34	10,89	3,30 $\pm$ 0,24	15,98	0,52
F6.....	62	21,64 $\pm$ 0,37	8,61	2,93 $\pm$ 0,26	13,56	0,53
F7.....	88	19,84 $\pm$ 0,30	10,36	3,21 $\pm$ 0,21	16,22	0,47
F8.....	92	19,04 $\pm$ 0,31	9,00	3,00 $\pm$ 0,22	15,75	0,51
F9.....	70	20,78 $\pm$ 0,52	18,89	4,34 $\pm$ 0,38	20,90	0,64
F10.....	88	19,68 $\pm$ 0,33	9,29	3,04 $\pm$ 0,23	15,48	0,48
F11.....	82	15,66 $\pm$ 0,56	25,76	5,07 $\pm$ 0,40	32,40	0,75
F12.....	48	17,12 $\pm$ 0,45	9,70	3,11 $\pm$ 0,32	18,18	0,40
F13.....	68	14,91 $\pm$ 0,54	20,02	4,47 $\pm$ 0,38	30,00	0,55
F14.....	70	14,90 $\pm$ 0,62	26,75	5,17 $\pm$ 0,44	34,71	0,57
F15.....	80	13,97 $\pm$ 0,63	31,77	5,63 $\pm$ 0,45	40,32	0,68
F16.....	64	16,64 $\pm$ 0,43	11,66	3,41 $\pm$ 0,31	20,52	0,39
F17.....	66	16,19 $\pm$ 0,37	9,19	3,03 $\pm$ 0,27	18,72	0,13
F18.....	52	17,15 $\pm$ 0,55	15,98	3,99 $\pm$ 0,39	23,30	0,54
F19.....	26	16,73 $\pm$ 0,69	12,28	3,50 $\pm$ 0,49	20,92	0,48
F20.....	56	16,44 $\pm$ 0,38	8,14	2,85 $\pm$ 0,27	17,33	0,27
F21.....	46	16,65 $\pm$ 0,54	13,45	3,67 $\pm$ 0,38	22,04	0,68
F22.....	98	17,04 $\pm$ 0,32	9,81	3,13 $\pm$ 0,22	18,37	0,24
F23.....	90	17,50 $\pm$ 0,27	6,60	2,57 $\pm$ 0,19	14,68	0,54
F24.....	74	17,63 $\pm$ 0,34	8,31	2,88 $\pm$ 0,24	16,34	0,53
F25.....	60	15,95 $\pm$ 0,37	8,21	2,86 $\pm$ 0,26	17,96	0,50
F26.....	70	18,31 $\pm$ 0,35	8,64	2,94 $\pm$ 0,25	16,05	0,47
F27.....	72	14,79 $\pm$ 0,42	12,80	3,57 $\pm$ 0,30	24,18	0,56
F28.....	38	13,44 $\pm$ 0,59	13,19	3,63 $\pm$ 0,42	27,01	0,79
F29.....	66	16,93 $\pm$ 0,36	8,66	2,94 $\pm$ 0,26	17,37	0,48
F30.....	100	18,39 $\pm$ 0,26	6,57	2,56 $\pm$ 0,18	13,94	0,30
F31.....	82	16,20 $\pm$ 0,31	7,94	2,82 $\pm$ 0,22	17,40	0,60
F32.....	100	17,97 $\pm$ 0,18	4,13	2,03 $\pm$ 0,13	11,30	0,24
F33.....	100	17,38 $\pm$ 0,27	7,42	2,72 $\pm$ 0,19	15,67	0,50
F34.....	76	16,65 $\pm$ 0,24	4,33	2,08 $\pm$ 0,17	12,48	0,34
F35.....	74	16,33 $\pm$ 0,26	5,19	2,28 $\pm$ 0,19	13,95	0,18

Fm mini. : F28; m mini. : 13,44; % m mini. : 43; $\bar{m}$ 5 d.g. : 16,90; % $\bar{m}$ 5 d.g. : 28;
 σ^2 : 11,66; $\bar{V}$: 19,32; ρ : 0,47; h^2 : 0,32; % stér. : 25,26; % l ov. : 17,16.

Lignée élevée en bouteilles après :

1 mois 1/2.....	100	18,17 $\pm$ 0,23	5,08	2,25 $\pm$ 0,16	12,40	0,26
8 mois.....	100	17,10 $\pm$ 0,18	3,16	1,78 $\pm$ 0,13	10,40	0,14
14 mois.....	100	17,78 $\pm$ 0,19	3,47	1,86 $\pm$ 0,13	10,48	0,06
4 ans.....	100	20,23 $\pm$ 0,24	5,62	2,37 $\pm$ 0,17	11,72	0,04

par rapport à la moyenne des cinq dernières générations de sélection; sa moyenne s'est rapprochée de cette dernière valeur lors des dénombrements effectués après huit et quatorze mois. Après quatre ans, cette moyenne a augmenté sans toutefois atteindre le niveau de la population témoin MST2. Sa variabilité est devenue plus faible; les valeurs des coefficients de corrélation droite-gauche de ces quatre dénombrements sont non significatives, les deux derniers, dont l'un a une valeur négative, étant à peu près nuls.

Cette deuxième tentative de sélection portant sur la population MST2 montre une très grande asymétrie des réponses aux sélections montante et descendante, cette dernière conduisant à une diminution maximale de 43 %, alors que la sélection montante permettait un gain de 127 %. Cette asymétrie n'apparaît guère si l'on ne considère que les valeurs très voisines des héritabilités réalisées: ceci tient probablement au fait que ces héritabilités ont été calculées pour la sélection descendante, sur la moitié du nombre de générations utilisé pour la sélection montante. Si la variance de la lignée montante a une valeur deux fois plus grande que celle de la lignée descendante, le coefficient de variation indique une plus forte variabilité lors de la sélection descendante (19,32) que lors de la sélection montante (12,84). Cependant le coefficient de corrélation droite-gauche est légèrement plus élevé dans la sélection montante (0,51) que dans la sélection descendante (0,47).

La stérilité et le nombre de femelles à un seul ovaire ont été beaucoup plus élevés dans la sélection descendante.

Élevées en bouteilles, après la fin des expériences de sélection, ces deux lignées se sont maintenues, pendant 16 mois, à un niveau voisin de celui des cinq dernières générations de sélection avec une variabilité assez faible; mais après quatre ans, alors que la lignée descendante montrait une tendance à se rapprocher de la moyenne de la population d'origine, la lignée montante a accusé une très forte diminution difficilement explicable et dont il est probablement sage de ne pas tenir compte.

Comme lors d'expériences relatées antérieurement, la sélection descendante, dans cette deuxième tentative de sélection sur MST2, a exercé des effets délétères plus importants que la sélection montante, comme en témoignent les degrés relatifs de stérilité et les fréquences de mouches à un seul ovaire.

d) *Sélections à partir de croisements en retour effectués soit entre la lignée M2B, soit entre la lignée D2B et la population MST2 (tableau VI d).*

Le succès des sélections de la deuxième expérience portant sur MST2, m'a conduite à contrôler l'efficacité d'une sélection montante à partir d'un backcross entre la lignée M2B (F29) et la population MST2 et d'une sélection descendante à partir d'un backcross entre la lignée D2B (F29) et la population MST2.

Ces expériences devaient également permettre d'apprécier les effets de la vigueur hybride sur la stérilité.

TABLEAU VI d. Sélection montante à partir du backcross montant de la 2^e expérience sur MST2

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1 (F29).....	94	45,82 $\pm$ 0,49	22,68	4,76 $\pm$ 0,35	10,39	0,42
P2 (MST2)	100	22,49 $\pm$ 0,32	9,97	3,16 $\pm$ 0,22	14,05	0,63
F1 (34,16)	100	36,88 $\pm$ 0,79	61,99	7,87 $\pm$ 0,56	21,35	0,87
F2.....	100	46,72 $\pm$ 0,87	75,30	8,68 $\pm$ 0,61	18,57	0,83
F3.....	94	48,68 $\pm$ 0,86	68,82	8,30 $\pm$ 0,61	17,04	0,78
F4.....	100	55,67 $\pm$ 0,48	22,92	4,79 $\pm$ 0,34	8,60	0,29

$\bar{\sigma}^2$: 57,26; $\bar{V}$: 16,39; $\bar{\rho}$: 0,69.

Lignée élevée en bouteilles après

1 mois 1/2	100	49,83 $\pm$ 0,64	40,34	6,35 $\pm$ 0,45	12,75	0,55
------------------	-----	------------------	-------	-----------------	-------	------

Sélection descendante à partir du backcross descendant :

P1 (F29).....	12	15,42 $\pm$ 1,01	12,24	3,50 $\pm$ 0,71	22,70	0,94
P2 (MST2)	100	22,49 $\pm$ 0,32	9,97	3,16 $\pm$ 0,22	14,05	0,63
F1 (18,96)	100	21,43 $\pm$ 0,28	7,65	2,77 $\pm$ 0,20	12,91	0,43
F2.....	78	17,21 $\pm$ 0,28	6,22	2,49 $\pm$ 0,20	14,50	0,13
F3.....	54	16,46 $\pm$ 0,25	3,35	1,83 $\pm$ 0,38	11,12	0,06
F4.....	100	18,01 $\pm$ 0,26	6,73	2,59 $\pm$ 0,18	14,38	0,58
F5.....	82	15,81 $\pm$ 0,34	9,30	3,05 $\pm$ 0,24	19,30	0,62

$\bar{\sigma}^2$: 6,65; $\bar{V}$: 14,44; $\bar{\rho}$: 0,36.

Lignée élevée en bouteilles après :

1 mois 1/2	100	16,81 $\pm$ 0,28	7,65	2,77 $\pm$ 0,20	16,45	0,51
7 mois	100	17,64 $\pm$ 0,30	8,73	2,95 $\pm$ 0,21	16,75	0,62
15 mois	100	17,00 $\pm$ 0,24	5,98	2,45 $\pm$ 0,17	14,38	0,27
8 ans.....	100	19,61 $\pm$ 0,23	5,18	2,28 $\pm$ 0,16	11,60	0,25

Sélection montante à partir du backcross M2B $\times$ MST2.

Les résultats en ont été satisfaisants puisque la moyenne de la F2 dépassait déjà celle du parent issu de la lignée montante. Contrairement aux résultats obtenus lors d'expériences antérieures, le nombre d'ovarioles pour la F1 est significativement supérieur à celui du parent moyen : ce résultat peut être interprété comme un effet d'hétérosis.

A la F4, lorsque l'expérience a été arrêtée, l'augmentation du nombre d'ovarioles par rapport à P1 attestait d'un gain de 21 %. La valeur ainsi obtenue (55,67) est la plus forte qui ait été rencontrée au cours de toutes nos expériences.

La variabilité qui était extrêmement élevée à la F1 a diminué progressivement pour atteindre à la F4 une valeur très faible.

Le coefficient de corrélation droite-gauche est également très élevé, sauf à la F4; sa moyenne pour les quatre générations a atteint 0,69.

La stérilité pendant cette courte expérience a été à peu près nulle. Après six semaines d'élevage en bouteilles, cette lignée a conservé un nombre d'ovarioles très élevé; elle a malheureusement été perdue par la suite.

Sélection descendante à partir du backcross D2B $\times$ MST2.

Cette expérience, réciproque de la précédente, s'est révélée beaucoup moins efficace. La moyenne de la F1 a été également supérieure à celle du parent moyen et ce n'est qu'à la F5 que la moyenne a rattrapé le niveau de P1, sans le dépasser.

La variabilité, proche de celle de MST2 jusqu'à la F4, a atteint à la F5 une valeur très élevée, la moyenne de coefficient de variation étant de 14,44.

Le coefficient de corrélation droite-gauche a présenté de fortes fluctuations, passant d'une valeur presque nulle à une valeur très élevée à la génération suivante, avec pour les cinq générations une moyenne de 0,36. Le nombre d'ovarioles de cette lignée s'est maintenu, pendant 15 mois d'élevage en bouteilles, à un niveau assez faible et a légèrement augmenté après huit ans; sa variabilité et son coefficient de corrélation droite-gauche sont devenus plus faibles.

Seule, la première des deux expériences de sélection, à partir de backcross, a été réellement efficace, entraînant une augmentation

notable de la moyenne du nombre d'ovarioles et réduisant presque totalement les effets de stérilité. Ceux-ci ont, au contraire, continué à se manifester dans la sélection descendante à partir du backcross descendant; il en résulte que, même lorsque les effets de consanguinité sont amoindris, toute sélection tendant à diminuer le nombre d'ovarioles entraîne une stérilité importante.

COMPARAISON DES DEUX EXPÉRIENCES DE SÉLECTION EFFECTUÉES SUR LA POPULATION MST2 (fig. 8).

Les réponses aux sélections montantes et descendantes se sont révélées bien différentes dans la première et la deuxième expériences effectuées sur la population MST2.

Une comparaison des pourcentages d'augmentation du nombre d'ovarioles, pour les deux lignées montantes, révèle des différences importantes : le gain est de 66 % à la F27 de la première expérience et de 127 % à la F30 de la deuxième expérience. Cet écart se traduit naturellement par des moyennes maximales très éloignées qui sont

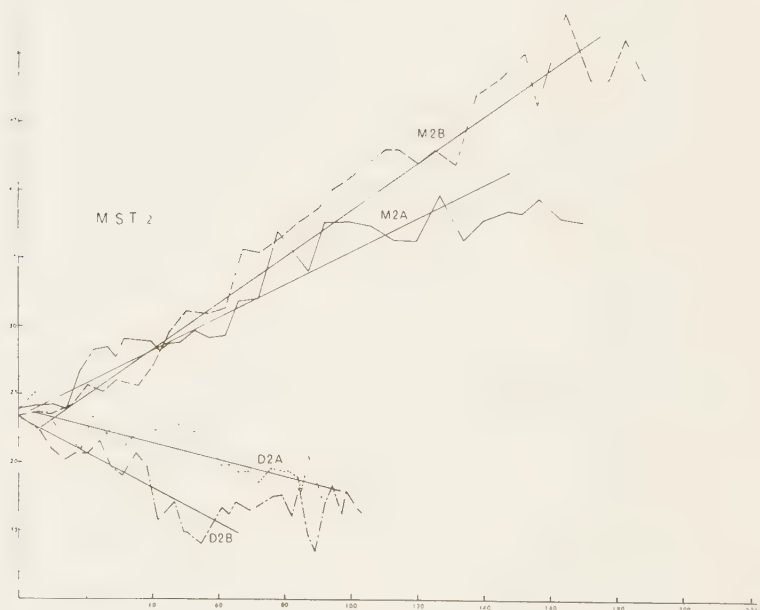


FIG. 8. Réponses à la sélection des lignées montantes M2A, M2B et descendantes D2A et D2B en fonction des intensités de sélection.

respectivement de 39,78 pour M2A et de 53,05 pour M2B; les moyennes des cinq dernières générations sont également bien différentes (38,39 pour M2A et 48,61 pour M2B). Cependant, leur mode d'estimation conduit à des héritabilités réalisées presque identiques (0,34 pour M2A et 0,36 pour M2B).

Les coefficients de corrélation droite-gauche ont des valeurs voisines mais la variabilité, estimée d'après le coefficient de variation, est devenue plus faible pour M2B, ce qui tend à prouver que les allèles conditionnant un grand nombre d'ovarioles se sont aisément établis dans cette population.

Elevées en bouteilles, les deux lignées montantes ont conservé, pendant 14 mois, les gains acquis par la sélection; mais alors que la lignée M2A restait inchangée au bout de huit ans, une brusque diminution, difficilement explicable, a été observée après quatre ans dans la lignée M2B. Il peut s'agir, dans ce dernier cas, d'une contamination par des mouches exogènes. Les coefficients de variation n'ont guère varié.

Les divergences entre les réponses aux sélections descendantes sont moins accusées. Si les moyennes minimales diffèrent sensiblement ainsi que les pourcentages de diminution (17,50, soit 27 %, à la F30 de la première expérience, contre 13,44, soit 43 %, à la F28 de la deuxième expérience) les écarts entre les valeurs correspondant aux cinq dernières générations sont beaucoup plus restreints (18,69 pour M2A; 16,90 pour M2B). Les héritabilités réalisées ont respectivement pour valeurs 0,12 pour D2A et 0,32 pour D2B, mais ces différences tiennent surtout aux nombres de générations fort inégaux d'après lesquels les héritabilités ont été évaluées.

La variabilité très élevée de la lignée D2B, plus accusée que celle de la lignée D2A, exprime la tendance progressive des lignées MST2 à maintenir des nombres élevés d'ovarioles, même dans les lignées descendantes. Les coefficients de corrélation droite-gauche ont des valeurs voisines.

Ces deux lignées descendantes correspondant à la première et à la deuxième expérience ont finalement présenté des nombres d'ovarioles très voisins, sensiblement inférieurs à ceux de la population témoin MST2 avec, pour chacune des lignées, une variabilité plus faible.

La somme des héritabilités réalisées correspondant aux sélections montante et descendante d'une même expérience a été de 0,46 lors

de la première expérience et de 0,68 dans la deuxième expérience. Corrélativement, l'écart entre les valeurs moyennes maximales et minimales, observées dans chaque série, est bien différent : 93 % dans la première série et 170 % dans la deuxième. L'efficacité des réponses à la sélection s'est donc accrue au cours du temps; elle est particulièrement sensible dans la sélection montante.

Il faut également remarquer que l'augmentation considérable du nombre d'ovarioles observé dans la deuxième sélection montante n'a nullement entraîné une stérilité plus importante; bien au contraire, les mouches à un seul ovaire sont alors apparues en nombre beaucoup plus restreint et le taux de stérilité a été bien plus faible.

La deuxième sélection descendante s'est, elle aussi, révélée légèrement moins stérile mais les femelles à un seul ovaire ont été plus nombreuses que dans la première expérience.

En résumé, la variabilité et la stérilité sont devenues beaucoup plus faibles lors de la deuxième sélection montante, alors qu'on observe une variabilité accrue et des effets de consanguinité plus marqués au cours de la deuxième sélection descendante. Ces constatations prouvent que les mouches à grand nombre d'ovarioles possèdent un avantage sélectif sur celles à ovarioles peu nombreux dans une population soumise à une concurrence sévère.

Cet avantage, que l'on pouvait pressentir dès la fondation de MST2, puis dans la première expérience de sélection, s'est nettement affirmé au cours de l'évolution de la population MST2. La forte variabilité originelle de cette population traduisant l'existence d'allèles à effets minorants a permis, d'autre part, d'obtenir des mouches à nombre d'ovarioles assez faible, mais nettement défavorisées.

De toutes manières, la sélection naturelle semblerait favoriser la fixation des allèles majorant le nombre d'ovarioles.

C. — EFFETS SECONDAIRES DE LA SÉLECTION.

Les premières femelles à un seul ovaire sont apparues à la quatrième génération de sélection descendante de la première expérience sur MST1. Aucune n'a été observée dans la sélection montante effectuée sur cette population. Mais, pour la population MST2, de telles mouches ont figuré, dès la F1, dans la lignée montante aussi bien que dans la lignée descendante.

Etant donné :

1. que les populations MST1 et MST2 étaient indemnes de femelles à un seul ovaire avant le début des expériences de sélection (ce qui est attesté par les multiples dénombrements dont elles avaient fait l'objet);

2. que les souches élevées en bouteilles ne renferment jamais de mouches à un seul ovaire;

3. que les mouches uniovariées interviennent dans toutes les populations entretenues au laboratoire, pourvu que celles-ci soient vieilles (« Babel français, Babel japonais », etc...);

il semble certain que l'apparition de ces mouches, particulièrement fréquentes dans les lignées les moins viables, soit conditionnée soit par la sélection naturelle qu'entraîne la concurrence larvaire pour l'aliment, soit *a fortiori*, par une sélection artificielle, phénomènes auxquels s'ajoutent des effets de consanguinité individuelle.

Le synchronisme entre l'apparition des mouches à un ovaire et d'un certain taux de stérilité a déjà été signalé à plusieurs reprises; il était intéressant de préciser le lien qui existe entre ces deux phénomènes.

Un croisement entre les descendants de femelles à un seul ovaire a donné pour ces femelles les résultats suivants :

	2 ov.	1 ov.	0 ov.
F1	96 %	4 %	0 %
F2	51 %	26 %	23 %

soit un nombre important de femelles totalement stériles.

Une détermination du groupe de linkage a conduit aux proportions suivantes :

	2 ov.	1 ov.	0 ov.
avec Curly	57 %	11 %	32 %
avec Stubble	72 %	12 %	16 %

ce qui montre que les gènes responsables sont au moins répartis sur les chromosomes II et III et que le caractère « présence d'un seul ovaire » est conditionné par un système génétique multifactoriel.

Deux sélections, portant sur les mouches à un ovaire, effectuées à partir de croisements entre femelles Sb ou Cy et les fils de mouches à un ovaire, ont entraîné en sept générations une stérilité totale. Bien que les conditions de cette expérience soient différentes de

celles dans lesquelles les sélections montantes ou descendantes étaient effectuées, on conçoit que l'apparition des mouches à un ovaire ait pu jouer un rôle important dans la stérilité constatée.

	Sb $\times$ ♂ +		
	0 ov.	1 ov.	2 ov.
F1	5	7	38
F2	16	8	26
F3	24	10	16
F4	13	4	33
F5	29	8	13
F6	24	15	11
F7	33	8	9

	♀ Cy $\times$ ♂ +		
	0 ov.	1 ov.	2 ov.
F1	6	4	40
F2	9	7	34
F3	15	10	25
F4	31	1	18
F5	presque toutes mortes mais descendance		
F6	23	11	8
F7	35	7	8

Une expérience comparable dont les résultats figurent ci-dessous a été refaite plusieurs années plus tard en sélectionnant les femelles à un ovaire à l'intérieur de la population MST1.

	% 0 ov.	% 1 ov.		% 0 ov.	% 1 ov.
P	0	20	F5	20	25
F1	36	8	F6	21	21
F2	44	18	F7	6	14
F3	55	15	F8	5	7
F4	41	16	F9	5	5
			F10	0	8

On remarque que la stérilité devient rapidement très élevée, puis, fort curieusement, diminue progressivement pour devenir nulle et que le nombre de femelles à un ovaire (qui dépasse rarement celui de la génération parentale) diminue également après plusieurs générations.

COMPARAISON DES EXPÉRIENCES EFFECTUÉES
SUR MST1 ET SUR MST2

Les différences observées dès l'origine entre les populations MST1 et MST2 ont été largement confirmées par les expériences de sélection effectuées à partir de chacune d'elles.

Pendant les premières expériences, MST1 est restée stable et homogène alors que MST2 faisait preuve d'une plus grande variabilité et atteignait un nombre plus élevé d'ovarioles.

a) Le profil des courbes de sélections montante et descendante des premières expériences effectuées, les pourcentages d'augmentation ou de diminution maxima, le nombre de générations nécessaires à leur obtention, les héritabilités réalisées, sont assez semblables pour MST1 et MST2. Cependant la sélection montante s'est avérée plus opérante sur MST2 (M2A : 39,78; M1A : 30,91), alors que la sélection descendante a été plus efficace sur MST1 (D1A : 16,13 et D2A : 17,50).

La variabilité et les coefficients de corrélation droite-gauche ont été plus élevés dans les lignées MST2, notamment lors des sélections descendantes.

Élevées en bouteilles après la fin des expériences, les lignées montantes M2A et M1A ont conservé le gain acquis par la sélection, alors que les lignées descendantes ont retrouvé des nombres d'ovarioles plus moyens, proches de ceux de la lignée parentale MST2 pour D2A et dépassant la moyenne de MST1 pour D1A; la variabilité et les coefficients de corrélation droite-gauche sont demeurés plus élevés dans les lignées MST2.

La stérilité, très faible dans la lignée M1A, s'est révélée beaucoup plus importante pour M2A et D2A dans lesquelles les femelles à un seul ovaire sont apparues avec une fréquence très élevée.

Ces premiers résultats mettent en évidence la plus grande facilité avec laquelle MST2 a fixé des allèles conditionnant des nombres élevés d'ovarioles et la meilleure aptitude de MST1 à conserver des nombres faibles d'ovarioles.

b) Les lignées D1S et D2S, constituées à la F21 des lignées D1A et D2A, suivies sans sélection, se sont comportées de façon assez semblables, tendant dans les deux cas à se rapprocher du niveau de la population témoin; le nombre d'ovarioles s'est maintenu plus longtemps à un niveau assez faible pour D1S, égalant toutefois la

moyenne de MST1 après 13 générations, alors que D2S avait retrouvé en trois générations une valeur encore assez éloignée de celle de MST2 qu'elle devait conserver après 13 générations.

Maintenues en bouteilles, D2S a rejoint le niveau de MST2 alors que D1S dépassait largement celui de MST2.

Les lignées M1S et M2S, issues de la F21 des lignées M1A et M2A et suivies sans sélection, se sont comportées très différemment. Alors que M1S présentait, après 13 générations, un niveau inférieur à celui de la population MST1 (18,51), la moyenne de M2S a augmenté, conduisant à une valeur supérieure à toutes celles qui avaient été rencontrées dans les expériences antérieures (41,12). Cette disparité des résultats fournit un aperçu des structures génétiques des deux lignées montantes après 20 générations de sélection. Il semble, en effet, que le retour vers le nombre d'ovarioles initial de M1S résulte du faible degré d'homozygotie réalisé dans la lignée M1A. Le fait paradoxal que le nombre d'ovarioles dans la lignée M2S s'élève à un niveau supérieur à celui de M2A conduit à supposer que cette lignée avait, au contraire, acquis une assez grande homozygotie et que les effets de consanguinité n'avaient pas permis une totale expression du caractère étudié.

La variabilité a même valeur dans les lignées M1S et M2S, mais le coefficient de corrélation droite-gauche est plus élevé dans la lignée M1S. Quant aux sélections descendantes effectuées à partir de la F21 des lignées montantes, elles ont également abouti à des résultats différents : M1D a rattrapé en 14 générations le niveau MST1, alors que, dans le même laps de temps, la moyenne de M2D en restait encore assez éloignée.

Après huit ans d'élevage en bouteilles, M1D s'est fixée à un niveau voisin de celui de MST1, alors que M2D a conservé une moyenne supérieure à celle de MST2, leur variabilité ayant nettement diminué.

La figure 6 montre que les écarts entre les lignées issues de MST2 sont très importants alors que les lignées issues de MST1 (exception faite de M1A) avaient tendance à se rapprocher de la population témoin.

La stérilité s'est révélée extrêmement importante dans toutes les lignées suivies sans sélection à partir de la F21 dans lesquelles les femelles à un ovaire sont apparues avec une fréquence très élevée; nous avons vu antérieurement que ces femelles qui avaient toujours

été éliminées dans les expériences de sélection sont responsables de la stérilité manifeste rencontrée dans ces expériences.

c) Tous les croisements entre les lignées montantes et descendantes, pour MST1 aussi bien que pour MST2, ont montré que les nombres d'ovarioles des F1 étaient toujours inférieurs aux moyennes parentales théoriques. Ce résultat a été confirmé lors d'un croisement entre M2A et D1A.

Le caractère « nombre d'ovarioles » semble déterminé par une douzaine de gènes.

d) Les populations fondées à partir des individus issus de la F35 de M2A d'une part (populations MST22 et MST222) et D1A d'autre part (population MST11) ont rapidement acquis des nombres d'ovarioles moyens ce qui confirme ainsi les résultats obtenus antérieurement sur les populations maintenues en démètres dans des conditions de concurrence alimentaire.

e) Bien qu'elle ait été relativement faible pendant les expériences de sélection sur MST1, la stérilité n'a pas permis d'effectuer de nouveaux essais de sélection à partir des lignées M1A et D1A; ces sélections ont, au contraire, pu être effectuées pendant 12 générations sur M2A et D2A et n'ont été interrompues qu'en raison de leur inefficacité, les lignées MST2 semblant avoir atteint leurs niveaux maxima. Après 16 mois de repos, ces lignées n'avaient donc pas retrouvé la vigueur qui aurait permis la poursuite des sélections.

f) Les deux séries efficaces d'expériences de sélections effectuées trois ans et demi après les premières, présentent des différences considérables. Seule, la durée qui a permis l'obtention des moyennes maximales a été identique (F30).

Pendant la période qui correspond à ces 35 nouvelles générations de sélection, les populations MST1 et MST2 n'ont pas subi de modifications importantes; MST2 s'est cependant montrée plus variable et certaines générations ont eu des moyennes assez faibles et voisines de celles observées dans la population MST1.

Alors qu'on a constaté une symétrie presque parfaite dans la réponse aux sélections montante et descendante pour MST1, l'asymétrie observée pour MST2 dans la première expérience s'est largement accrue dans la deuxième. Le nombre d'ovarioles maximal obtenu dans les lignées montantes a atteint 29,27 pour M1B et 53,05 pour M2B. Les héritabilités réalisées (0,30 pour M1B et

0,36 pour M2B), en raison des nombres différents de générations à partir desquels elles ont été calculées (20 pour M1B et 30 pour M2B), reflètent mal l'écart existant entre les deux réponses.

Contrairement à ce qui avait été constaté précédemment, la variabilité a été plus élevée dans la lignée M1B que dans la lignée M2B, les coefficients de corrélation présentant cependant des valeurs voisines.

Les lignées M1B et M2B, élevées en bouteilles, se sont maintenues au niveau qu'elles avaient atteint, la brusque diminution constatée après quatre ans pour M2B étant vraisemblablement due à une contamination de la lignée par des mouches étrangères.

Bien que les sélections descendantes D1B et D2B aient entraîné des pourcentages de diminution très voisins et des héritabilités identiques ((—) 0,32) dans les deux cas, les nombres d'ovarioles maxima sont nettement plus faibles pour D1B (10,73) que pour D2B (13,44).

Moins élevée que dans la lignée D1B, la variabilité a été très importante dans la lignée D2B pour laquelle le coefficient de corrélation droite-gauche a atteint une valeur supérieure.

Les lignées D1B et D2B, après quatre ans d'élevage en bouteilles, se sont rapprochées des moyennes parentales, la lignée D1B se fixant à un niveau légèrement supérieur à celui de D2B, avec une variabilité encore assez élevée.

Pendant cette seconde série d'expériences, la stérilité a été assez faible dans les lignées M1B et M2B dans lesquelles les femelles à un seul ovaire ont été rencontrées avec une fréquence faible. Mais la lignée D2B s'est révélée beaucoup plus stérile et les mouches à un seul ovaire y ont été beaucoup plus nombreuses que dans la lignée D1B.

On voit donc que la tendance très nette de MST2 à fixer des allèles conditionnant des nombres élevés d'ovarioles a conduit cette population à acquérir, au cours du temps, une variabilité plus faible lors d'une sélection montante et une stérilité beaucoup plus réduite; cette même tendance lui confère une variabilité élevée et une stérilité importante lorsque la sélection joue dans le sens descendant.

La sélection naturelle qui s'exerce au sein de MST2 a donc progressivement modifié cette population, le tri des allèles majorants rendant nettement plus opérante la sélection montante effectuée sur cette population.

EXPÉRIENCES PORTANT SUR DEUX CROISEMENTS EFFECTUÉS ENTRE LES POPULATIONS MST1 ET MST2

A. — ÉTUDE DU PREMIER CROISEMENT MST1 $\times$ MST2.

1. — *Sélections à partir de la F1 du premier croisement*

Les expériences de sélection effectuées jusqu'à présent, soit à partir de la population MST1, soit à partir de la population MST2, ont permis de constater qu'il était très difficile de remédier à la stérilité qu'entraînaient l'augmentation et surtout la diminution du nombre d'ovarioles.

Nous référant aux travaux de FREYTET (1959) qui avait obtenu sans jamais rencontrer de stérilité, des réponses très efficaces à la sélection surtout dans le sens ascendant à partir d'un croisement entre une souche française et une souche japonaise, des essais de sélection montante et descendante ont été tentés à partir de croisements entre les populations MST1 et MST2; rappelons que celles-ci avaient même origine mais étaient isolées l'une de l'autre depuis un temps suffisamment long pour qu'on puisse espérer bénéficier d'une vigueur hybride, d'une plus grande variabilité, en même temps que se trouvaient atténués les effets de consanguinité et de stérilité.

Le premier essai de sélection a été effectué à partir de la F1 et la deuxième tentative, à partir de la F2 de croisements entre MST1 et MST2. Le premier croisement a été réalisé à une période qui correspond à la F7 de la deuxième expérience de sélection sur MST2, le deuxième croisement à celle qui correspond à la F12 de cette même expérience.

a) Populations témoins MST1 et MST2 pendant les expériences de sélection effectuées à partir du premier et du deuxième croisements MST1 $\times$ MST2 (tableau VIIa, b, fig. 9).

Lorsque les expériences de sélection effectuées à partir de la F1 et de la F2 des croisements MST1 $\times$ MST2 ont été entreprises, ces deux populations, régulièrement suivies, étaient âgées de cinq ans environ, ce qui correspond à peu près à 150 générations (¹). Les caractéristiques de MST1 et MST2 peuvent être rappelées :

(¹) Les générations qui figurent sur les tableaux correspondent à celles des expériences du premier croisement. Il y a donc lieu de faire intervenir un décalage de cinq générations pour les expériences de sélection du deuxième croisement.

MST1

Pendant :

	m	σ^2	V	ρ
14 premières générations	18,98	4,20	10,70	0,51
Expér. A	19,64	3,80	9,81	0,35
Expér. A'	19,53	5,30	11,43	0,49
Expér. B.	19,43	4,48	10,85	0,34
1 ^{er} , 2 ^e croisements	19,70	4,58	10,78	0,40

TABLEAU VIIa. Population témoin MST1 pendant les expériences de sélection effectuées à partir des croisements MST1 $\times$ MST2

	N	m	σ^2	σ	V
(P1)	72	19,04 $\pm$ 0,25	4,65	2,15 $\pm$ 0,18	11,32
(F1)	100	19,37 $\pm$ 0,23	5,07	2,25 $\pm$ 0,16	11,62
(F2)	100	19,60 $\pm$ 0,21	4,38	2,09 $\pm$ 0,15	10,66
(F3)	100	18,81 $\pm$ 0,23	5,49	2,34 $\pm$ 0,17	12,44
(F4)	76	18,62 $\pm$ 0,25	4,95	2,22 $\pm$ 0,18	11,92
(F5)	100	19,54 $\pm$ 0,24	5,79	2,41 $\pm$ 0,17	12,33
(F6)	100	19,51 $\pm$ 0,19	3,41	1,85 $\pm$ 0,13	9,48
(F10)	100	19,57 $\pm$ 0,21	4,27	2,07 $\pm$ 0,15	10,58
(F13)	100	19,80 $\pm$ 0,22	4,78	2,19 $\pm$ 0,15	11,06
(F15)	100	18,94 $\pm$ 0,19	3,56	1,89 $\pm$ 0,13	9,98
(F17)	100	19,81 $\pm$ 0,16	2,47	1,57 $\pm$ 0,11	7,94
(F18)	100	19,81 $\pm$ 0,17	2,97	1,72 $\pm$ 0,12	8,68
(F20)	100	19,86 $\pm$ 0,18	3,22	1,79 $\pm$ 0,13	9,03
(F22)	100	19,85 $\pm$ 0,21	4,29	2,07 $\pm$ 0,15	10,43
(F23)	100	19,88 $\pm$ 0,23	5,33	2,31 $\pm$ 0,16	11,62
(F25)	100	19,63 $\pm$ 0,21	4,43	2,10 $\pm$ 0,15	10,70
(F27)	100	19,85 $\pm$ 0,25	6,21	2,49 $\pm$ 0,18	12,55
(F28)	100	20,75 $\pm$ 0,25	6,19	2,49 $\pm$ 0,18	11,99
(F30)	100	19,10 $\pm$ 0,21	4,34	2,08 $\pm$ 0,15	10,89
(F32)	100	19,52 $\pm$ 0,33	3,27	1,81 $\pm$ 0,13	9,26
(F33)	100	19,35 $\pm$ 0,19	3,47	1,86 $\pm$ 0,13	9,62
(F34)	100	19,28 $\pm$ 0,21	4,26	2,06 $\pm$ 0,15	10,71
(F35)	100	19,92 $\pm$ 0,22	5,03	2,24 $\pm$ 0,16	11,67
(F38)	100	20,38 $\pm$ 0,24	5,70	2,39 $\pm$ 0,17	11,71
(F39)	100	20,01 $\pm$ 0,21	4,35	2,09 $\pm$ 0,15	10,43
(F40)	100	20,54 $\pm$ 0,23	5,17	2,27 $\pm$ 0,16	11,07
(F42)	100	19,13 $\pm$ 0,23	5,41	2,33 $\pm$ 0,16	12,16
(F43)	100	19,42 $\pm$ 0,19	3,62	1,90 $\pm$ 0,13	9,80
(F45)	100	20,18 $\pm$ 0,23	5,47	2,34 $\pm$ 0,17	11,59
(F47)	100	20,77 $\pm$ 0,28	8,10	2,85 $\pm$ 0,20	13,70
(F49)	100	20,44 $\pm$ 0,26	6,57	2,56 $\pm$ 0,18	12,53
(F51)	100	19,59 $\pm$ 0,19	3,52	1,88 $\pm$ 0,13	9,58
(F52)	100	19,15 $\pm$ 0,20	3,99	2,00 $\pm$ 0,14	10,43
(F54)	100	19,54 $\pm$ 0,19	3,49	1,87 $\pm$ 0,13	9,56
(F55)	100	19,72 $\pm$ 0,21	4,54	2,13 $\pm$ 0,15	10,81
(F57)	100	19,75 $\pm$ 0,23	5,15	2,27 $\pm$ 0,16	11,49
(F58)	100	19,24 $\pm$ 0,20	3,96	1,99 $\pm$ 0,14	10,34
(F60)	100	20,08 $\pm$ 0,21	4,55	2,13 $\pm$ 0,15	10,62

 $\bar{m}$: 19,70; $\bar{\sigma}^2$: 4,58; $\bar{V}$: 10,78.

MST2

Pendant :

	m	σ^2	V	ρ
8 premières générations	21,00	5,71	11,18	0,52
Expér. A	23,25	7,76	11,88	0,47
Expér. B	22,59	10,27	14,01	0,53
1 ^{er} , 2 ^e croisements	21,61	8,31	13,15	0,56

L'évolution, dans la troisième expérience de sélection pour MST1, des deux populations MST1 et MST2 a déjà été mentionnée jusqu'à la génération correspondant à la F25 du premier croisement et, pour MST2, jusqu'à la génération correspondant à la F27 de la deuxième expérience de sélection.

La population MST1 qui était demeurée stable avec une variabilité constante a conservé ses caractéristiques pendant la durée des expériences de sélection sur les croisements MST1 $\times$ MST2; sa moyenne (19,70) et son coefficient de variation (10,78) sont restés très proches des valeurs obtenues antérieurement.

Pour MST2, les moyennes obtenues pour quelques générations lors de la deuxième expérience de sélection, étaient assez basses, bien que la moyenne générale, pendant cette expérience, ait été peu



FIG. 9. Evolution des lignées montante MCrA, descendante DCrA et des populations témoins MST1 et MST2 pendant l'expérience de sélection à partir de la F1 d'un croisement entre MST1 et MST2.

TABLEAU VIIb. Population témoin MST2 pendant les expériences de sélections effectuées à partir des croisements MST1 $\times$ MST2

	N	m	σ^2	σ	V
(P1)	72	23,33 $\pm$ 0,42	12,50	3,54 $\pm$ 0,29	15,17
(F1)	100	22,34 $\pm$ 0,35	12,34	3,51 $\pm$ 0,25	15,71
(F2)	100	22,99 $\pm$ 0,32	10,45	3,23 $\pm$ 0,23	14,05
(F3)	100	22,79 $\pm$ 0,35	12,47	3,53 $\pm$ 0,25	15,49
(F4)	48	21,48 $\pm$ 0,46	10,25	3,20 $\pm$ 0,33	14,90
(F5)	100	21,95 $\pm$ 0,29	8,61	2,93 $\pm$ 0,21	13,35
(F6)	100	21,98 $\pm$ 0,25	6,40	2,53 $\pm$ 0,18	11,51
(F13)	100	20,92 $\pm$ 0,29	8,65	2,94 $\pm$ 0,21	14,05
(F15)	100	22,38 $\pm$ 0,23	5,34	2,31 $\pm$ 0,16	10,32
(F17)	100	22,04 $\pm$ 0,28	7,86	2,80 $\pm$ 0,20	12,70
(F18)	100	23,05 $\pm$ 0,35	12,05	3,47 $\pm$ 0,25	15,05
(F20)	100	21,88 $\pm$ 0,25	6,07	2,46 $\pm$ 0,17	11,24
(F22)	100	22,49 $\pm$ 0,32	9,97	3,16 $\pm$ 0,22	14,05
(F23)	100	23,38 $\pm$ 0,28	7,96	2,82 $\pm$ 0,20	12,06
(F25)	100	22,29 $\pm$ 0,28	7,81	2,79 $\pm$ 0,20	12,54
(F27)	100	23,86 $\pm$ 0,40	15,60	3,95 $\pm$ 0,28	16,56
(F28)	100	23,39 $\pm$ 0,37	13,58	3,68 $\pm$ 0,26	15,73
(F30)	100	20,84 $\pm$ 0,27	7,09	2,66 $\pm$ 0,19	12,78
(F32)	100	20,66 $\pm$ 0,23	5,24	2,29 $\pm$ 0,16	11,08
(F33)	100	19,92 $\pm$ 0,20	3,87	1,97 $\pm$ 0,14	9,87
(F34)	100	20,68 $\pm$ 0,31	9,72	3,12 $\pm$ 0,22	15,08
(F35)	100	21,76 $\pm$ 0,29	8,32	2,88 $\pm$ 0,20	13,25
(F38)	100	21,15 $\pm$ 0,26	6,83	2,61 $\pm$ 0,18	12,36
(F39)	100	22,80 $\pm$ 0,26	7,02	2,65 $\pm$ 0,19	11,62
(F40)	100	21,20 $\pm$ 0,29	8,46	2,91 $\pm$ 0,21	13,72
(F42)	100	20,61 $\pm$ 0,28	7,66	2,77 $\pm$ 0,20	13,43
(F43)	100	21,71 $\pm$ 0,27	7,07	2,66 $\pm$ 0,19	12,25
(F45)	100	21,18 $\pm$ 0,27	7,25	2,69 $\pm$ 0,19	12,71
(F47)	100	22,07 $\pm$ 0,29	8,23	2,87 $\pm$ 0,20	12,99
(F49)	100	19,52 $\pm$ 0,23	5,13	2,27 $\pm$ 0,16	11,60
(F51)	100	19,22 $\pm$ 0,23	5,41	2,33 $\pm$ 0,16	12,10
(F52)	100	20,36 $\pm$ 0,27	7,23	2,69 $\pm$ 0,19	13,21
(F54)	100	20,04 $\pm$ 0,21	4,58	2,14 $\pm$ 0,15	10,68
(F55)	100	20,25 $\pm$ 0,27	7,15	2,67 $\pm$ 0,19	13,21
(F57)	100	21,49 $\pm$ 0,33	10,93	3,31 $\pm$ 0,23	15,38
(F58)	100	20,80 $\pm$ 0,29	8,22	2,87 $\pm$ 0,20	13,78
(F60)	100	20,17 $\pm$ 0,31	9,70	3,12 $\pm$ 0,22	15,44

$\bar{m}$: 21,61; $\bar{\sigma}^2$: 8,31; $\bar{V}$: 13,15.

différente de celle qui avait été observée pendant la première tentative de sélection. Cette déviation vers un nombre plus faible d'ovarioles s'est précisée à partir de la génération correspondant à la F30 du premier croisement; la moyenne des 17 premiers dénombrements (22,50) diffère, en effet, significativement de celle des 20 dénombrements suivants (20,82); le coefficient de variation et le coefficient de corrélation droite-gauche ont cependant conservé

sensiblement les mêmes valeurs que pendant la deuxième expérience de sélection. Cette évolution de la population MST2 qui tend ainsi vers une diminution du nombre d'ovarioles semble confirmer les résultats qui ont toujours été obtenus dans les populations élevées en démomètres et soumises à une concurrence alimentaire : peu après leur origine, ces populations évoluent généralement pendant un temps plus ou moins long dans le sens d'une augmentation plus ou moins nette (selon les souches) du nombre d'ovarioles pour se stabiliser finalement à un nombre moyen, de l'ordre de 20. Ce fait s'est d'ailleurs vérifié sur une vingtaine de populations entretenues au laboratoire, les unes depuis quinze ans, les autres depuis dix ans.

D'autres expériences, réalisées sur d'autres populations constituées à partir de souches caractérisées par des nombres d'ovarioles *extrêmes* (alors que MST1 a toujours présenté un nombre d'ovarioles moyen) et entretenues sans concurrence pour l'aliment, ont manifesté la même tendance à se rapprocher d'un niveau moyen mais en un temps d'autant plus long qu'elles étaient plus éloignées de ce niveau.

Quelques évaluations de la fertilité de MST1 et de MST2, effectuées quatre ans après les F35 des premières expériences de sélection, ont établi que leur fertilité avait notablement diminué au cours du temps dans les deux populations, celle de MST2 demeurant inférieure à celle de MST1 :

Descendance de dix femelles pendant les cinq premiers jours :

	F35 1 ^{re} expérience	Quatre ans plus tard
MST1.....	3 586	2 229 soit 62 %
MST2.....	3 093	1 154 soit 37 %

b) *Sélection montante à partir de la F1 du premier croisement entre MST1 et MST2, lignée MCrA* (tableau VIIc, fig. 9).

A la première génération issue du croisement MST1 $\times$ MST2, la moyenne a été significativement plus faible que celle du parent moyen ($t = 3,13$). La F1 de la sélection montante a cependant atteint une valeur très voisine de celle du parent ayant le nombre le plus élevé d'ovarioles; mais, par la suite, la sélection n'a progressé que lentement quoique très régulièrement : ce n'est qu'à la F6 que l'on a rencontré une moyenne significativement plus élevée que celle de la F1 ($t = 8,47$). A la F35, génération à laquelle

TABLEAU VIIc. Sélection montante à partir de la F1 du premier croisement MST1 $\times$ MST2 : MCra

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1 (MST2)	72	23,33 $\pm$ 0,42	12,50	3,54 $\pm$ 0,29	15,17	0,65
P2 (MST1)	72	19,04 $\pm$ 0,25	4,65	2,15 $\pm$ 0,18	11,32	0,63
P (F1)	204	19,94 $\pm$ 0,18	6,39	2,53 $\pm$ 0,13	12,68	0,33
F1	100	23,00 $\pm$ 0,31	9,62	3,10 $\pm$ 0,22	13,48	0,48
F2	100	21,04 $\pm$ 0,30	8,70	2,95 $\pm$ 0,21	14,02	0,52
F3	100	23,81 $\pm$ 0,32	10,23	3,20 $\pm$ 0,23	13,44	0,21
F4	100	24,92 $\pm$ 0,37	13,29	3,65 $\pm$ 0,26	14,65	0,50
F5	100	23,97 $\pm$ 0,35	12,15	3,49 $\pm$ 0,25	14,56	0,60
F6	100	26,56 $\pm$ 0,28	7,85	2,80 $\pm$ 0,20	10,55	0,39
F7	100	24,98 $\pm$ 0,34	11,78	3,43 $\pm$ 0,24	13,73	0,60
F8	100	26,54 $\pm$ 0,35	11,97	3,46 $\pm$ 0,24	13,03	0,33
F9	100	24,66 $\pm$ 0,29	8,16	2,86 $\pm$ 0,20	11,58	0,43
F10	100	25,63 $\pm$ 0,29	8,25	2,87 $\pm$ 0,20	11,20	0,32
F11	100	26,32 $\pm$ 0,34	11,24	3,35 $\pm$ 0,24	12,73	0,39
F12	100	26,52 $\pm$ 0,32	10,17	3,19 $\pm$ 0,23	12,03	0,35
F13	100	28,17 $\pm$ 0,29	8,14	2,85 $\pm$ 0,20	10,13	0,52
F14	96	27,17 $\pm$ 0,30	8,87	2,98 $\pm$ 0,22	10,97	0,39
F15	90	26,18 $\pm$ 0,29	7,61	2,76 $\pm$ 0,21	10,54	0,27
F16	100	27,12 $\pm$ 0,28	7,81	2,80 $\pm$ 0,20	10,31	0,36
F17	100	28,24 $\pm$ 0,32	10,00	3,16 $\pm$ 0,22	11,20	0,53
F18	100	30,72 $\pm$ 0,42	18,02	4,25 $\pm$ 0,30	13,82	0,54
F19	100	30,45 $\pm$ 0,34	11,25	3,35 $\pm$ 0,24	11,02	0,44
F20	100	28,34 $\pm$ 0,31	9,70	3,11 $\pm$ 0,22	10,97	0,57
F21	100	29,17 $\pm$ 0,39	15,16	3,89 $\pm$ 0,28	13,35	0,67
F22	100	30,51 $\pm$ 0,30	9,07	3,01 $\pm$ 0,21	9,87	0,30
F23	100	30,06 $\pm$ 0,32	10,28	3,21 $\pm$ 0,23	10,67	0,26
F24	98	31,00 $\pm$ 0,39	14,67	3,83 $\pm$ 0,27	12,36	0,46
F25	100	29,76 $\pm$ 0,33	10,88	3,30 $\pm$ 0,23	11,09	0,52
F26	100	31,20 $\pm$ 0,34	11,68	3,42 $\pm$ 0,24	10,96	0,42
F27	100	31,46 $\pm$ 0,34	11,33	3,37 $\pm$ 0,24	10,70	0,29
F28	100	34,68 $\pm$ 0,31	9,76	3,12 $\pm$ 0,22	9,00	0,33
F29	100	34,07 $\pm$ 0,35	12,39	3,52 $\pm$ 0,25	10,33	0,24
F30	100	33,82 $\pm$ 0,34	11,61	3,41 $\pm$ 0,24	10,07	0,49
F31	100	34,05 $\pm$ 0,38	14,09	3,75 $\pm$ 0,27	11,02	0,10
F32	100	32,73 $\pm$ 0,31	9,34	3,06 $\pm$ 0,22	9,34	0,34
F33	96	35,59 $\pm$ 0,35	11,49	3,39 $\pm$ 0,24	9,52	0,57
F34	100	35,71 $\pm$ 0,37	13,79	3,71 $\pm$ 0,26	10,40	0,39
F35	100	36,00 $\pm$ 0,32	10,42	3,23 $\pm$ 0,23	8,97	0,14
F37	90	32,11 $\pm$ 0,39	13,65	3,70 $\pm$ 0,28	11,51	0,50
F38	100	36,75 $\pm$ 0,42	17,87	4,23 $\pm$ 0,30	11,50	0,40
F39	100	36,60 $\pm$ 0,44	19,10	4,37 $\pm$ 0,31	11,94	0,62
F40	100	36,25 $\pm$ 0,40	15,63	3,95 $\pm$ 0,28	10,91	0,38
F41	100	34,69 $\pm$ 0,35	12,09	3,48 $\pm$ 0,25	10,02	0,14
F42	96	36,59 $\pm$ 0,37	12,99	3,60 $\pm$ 0,26	9,85	0,55
F43	88	34,80 $\pm$ 0,44	16,94	4,12 $\pm$ 0,31	11,83	0,69
F44	78	37,87 $\pm$ 0,38	11,89	3,38 $\pm$ 0,27	8,91	0,01
F45	96	37,48 $\pm$ 0,35	11,67	3,42 $\pm$ 0,25	9,11	0,55
F46	100	38,30 $\pm$ 0,41	17,17	4,14 $\pm$ 0,29	10,82	0,44
F47	100	38,65 $\pm$ 0,40	16,01	4,00 $\pm$ 0,28	10,35	0,24
F48	100	38,64 $\pm$ 0,34	11,83	3,44 $\pm$ 0,24	8,90	0,18
F49	66	37,85 $\pm$ 0,43	12,10	3,48 $\pm$ 0,30	9,19	0,41
F50	64	37,56 $\pm$ 0,55	19,59	4,43 $\pm$ 0,39	11,78	0,53

TABLEAU VIIc (suite)

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
F51.....	100	39,39 $\pm$ 0,35	12,08	3,48 $\pm$ 0,25	8,82	0,42
F52.....	96	37,66 $\pm$ 0,35	11,83	3,44 $\pm$ 0,25	9,13	0,34
F53.....	70	38,06 $\pm$ 0,42	12,54	3,54 $\pm$ 0,30	9,30	0,20
F54.....	80	38,40 $\pm$ 0,49	19,34	4,40 $\pm$ 0,35	11,45	0,31
F55.....	90	34,78 $\pm$ 0,49	21,29	4,61 $\pm$ 0,34	13,27	0,40
F56.....	82	36,83 $\pm$ 0,42	14,51	3,81 $\pm$ 0,30	10,34	0,31
F57.....	94	39,29 $\pm$ 0,42	17,12	4,14 $\pm$ 0,30	10,53	0,16
F58.....	80	38,65 $\pm$ 0,51	20,53	4,53 $\pm$ 0,36	11,72	0,33
F59.....	100	38,57 $\pm$ 0,42	17,69	4,21 $\pm$ 0,30	10,91	0,17
F60.....	100	39,64 $\pm$ 0,42	17,55	4,19 $\pm$ 0,30	10,57	0,33

$\bar{Fm}$ max. : F60; $\bar{m}$ max. : 39,64; % $\bar{m}$ max. : 99; $\bar{m}$ 5 d.g. : 38,60; % $\bar{m}$ 5 d.g. : 94;
 σ^2 : 12,78; $\bar{V}$: 11,07; $\bar{\rho}$: 0,39; h^2 : 0,20; ° stér. à partir F14 : 5,43; ° 1 ov. : 0,91.

Lignée élevée en bouteilles après :

3 mois	100	39,07 $\pm$ 0,36	12,99	3,60 $\pm$ 0,25	9,22	0,34
3 ans.....	100	35,22 $\pm$ 0,32	10,17	3,19 $\pm$ 0,23	9,05	0,38

avaient été arrêtées les expériences précédentes, l'augmentation qui correspond au gain maximal est de 81 % avec une moyenne de 36,00; elle est donc presque intermédiaire entre les gains réalisés dans la deuxième expérience MST2 et dans la troisième expérience MST1. Comme on pouvait prévoir que la réponse à la sélection ne s'était pas totalement exprimée à la F35, cette sélection a été poursuivie. Le nombre d'ovarioles a continué à progresser lentement avec certaines fluctuations. A la F60, alors que la lignée atteignait sa moyenne du nombre d'ovarioles la plus élevée (39,64) avec une augmentation de 99 %, l'expérience de sélection montante a été arrêtée, la moyenne des cinq dernières générations (38,60) correspondant à une augmentation de 94 %. La variance a présenté des valeurs assez fluctuantes; sa moyenne (12,78) comme celle du coefficient de variation (11,07) témoignent d'une faible variabilité. Le coefficient de corrélation droite-gauche a présenté d'assez fortes fluctuations d'une génération à la suivante; sa moyenne est toutefois assez faible (0,39). L'hérabilité réalisée, calculée sur les 48 premières générations, a été de 0,20. La stérilité s'est manifestée à la F14; elle a atteint 36 % à la F50 mais a été totalement nulle dans 40 générations sur 60, sa moyenne étant de 5,43 ° à partir de la F14. C'est également à cette génération que des femelles à

TABLEAU VII*d*. Sélection descendante à partir de la F1 du premier croisement MST1 $\times$ MST2 : lignée DCrA

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1 (MST2)	72	23,33 $\pm$ 0,42	12,50	3,54 $\pm$ 0,29	15,17	0,65
P2 (MST1)	72	19,04 $\pm$ 0,25	4,65	2,15 $\pm$ 0,18	11,32	0,63
P1 (F1)	204	19,94 $\pm$ 0,18	6,39	2,53 $\pm$ 0,13	12,68	0,33
F1	82	19,28 $\pm$ 0,25	5,01	2,24 $\pm$ 0,17	11,60	0,37
F2	88	20,01 $\pm$ 0,29	7,42	2,72 $\pm$ 0,21	13,59	0,67
F3	86	19,77 $\pm$ 0,29	7,15	2,67 $\pm$ 0,20	13,51	0,50
F4	98	18,33 $\pm$ 0,29	8,36	2,89 $\pm$ 0,21	15,77	0,50
F5	86	18,28 $\pm$ 0,33	9,11	3,02 $\pm$ 0,23	16,52	0,54
F6	100	17,46 $\pm$ 0,29	8,29	2,88 $\pm$ 0,20	16,49	0,64
F7	82	16,27 $\pm$ 0,36	10,42	3,23 $\pm$ 0,25	19,84	0,53
F8	74	15,62 $\pm$ 0,28	5,78	2,40 $\pm$ 0,20	15,32	0,50
F9	84	14,54 $\pm$ 0,24	5,03	2,24 $\pm$ 0,17	15,45	0,51
F10	90	15,16 $\pm$ 0,19	3,16	1,78 $\pm$ 0,13	11,72	0,48
F11	78	14,69 $\pm$ 0,18	2,57	1,60 $\pm$ 0,13	10,89	0,39
F12	62	14,11 $\pm$ 0,29	5,09	2,26 $\pm$ 0,20	16,00	0,58
F13	80	13,89 $\pm$ 0,19	2,82	1,68 $\pm$ 0,13	12,10	0,30
F14	68	14,47 $\pm$ 0,22	3,37	1,84 $\pm$ 0,16	12,68	0,47
F15	56	13,82 $\pm$ 0,28	4,36	2,09 $\pm$ 0,20	15,11	0,42
F17	42	12,12 $\pm$ 0,24	2,34	1,53 $\pm$ 0,17	12,63	0,47
F18	72	14,35 $\pm$ 0,23	3,78	1,94 $\pm$ 0,16	13,55	0,58
F19	80	13,35 $\pm$ 0,21	3,63	1,91 $\pm$ 0,15	14,27	0,50
F20	44	13,07 $\pm$ 0,30	4,06	2,02 $\pm$ 0,21	15,42	0,31
F21	68	12,49 $\pm$ 0,23	3,54	1,83 $\pm$ 0,16	15,08	0,50
F22	56	12,61 $\pm$ 0,33	6,17	2,48 $\pm$ 0,23	19,70	0,37
F23	54	11,24 $\pm$ 0,32	5,43	2,33 $\pm$ 0,22	20,74	0,47
F24	88	13,43 $\pm$ 0,15	2,06	1,44 $\pm$ 0,11	10,69	0,36
F25	56	13,18 $\pm$ 0,21	2,50	1,58 $\pm$ 0,15	12,01	0,31
F26	74	12,34 $\pm$ 0,25	4,60	2,15 $\pm$ 0,18	17,39	0,31
F27	94	12,53 $\pm$ 0,18	2,97	1,72 $\pm$ 0,12	13,76	0,50
F28	66	12,47 $\pm$ 0,26	4,43	2,11 $\pm$ 0,18	16,88	0,64
F29	88	12,08 $\pm$ 0,24	4,73	2,18 $\pm$ 0,16	18,01	0,01
F30	74	13,10 $\pm$ 0,24	4,14	2,04 $\pm$ 0,17	15,54	0,33
F31	62	12,44 $\pm$ 0,28	4,76	2,18 $\pm$ 0,20	17,55	0,24
F32	70	12,33 $\pm$ 0,25	4,54	2,13 $\pm$ 0,18	17,27	0,35
F33	78	12,60 $\pm$ 0,32	8,16	2,86 $\pm$ 0,23	22,67	0,51
F34	98	13,99 $\pm$ 0,28	7,58	2,75 $\pm$ 0,20	19,68	0,69
F35	64	12,77 $\pm$ 0,30	5,87	2,42 $\pm$ 0,21	18,97	0,43
F37	86	12,17 $\pm$ 0,20	3,28	1,81 $\pm$ 0,14	14,88	0,28
F38	48	11,81 $\pm$ 0,30	4,19	2,05 $\pm$ 0,21	17,33	0,53
F39	66	11,71 $\pm$ 0,23	3,51	1,87 $\pm$ 0,16	15,99	0,17
F40	100	11,68 $\pm$ 0,14	2,00	1,41 $\pm$ 0,10	12,11	0,16
F41	98	11,97 $\pm$ 0,19	3,58	1,89 $\pm$ 0,14	15,82	0,49
F42	76	11,26 $\pm$ 0,25	4,72	2,17 $\pm$ 0,18	19,29	0,34
F43	46	10,85 $\pm$ 0,25	2,87	1,69 $\pm$ 0,18	15,62	0,53
F44	86	12,09 $\pm$ 0,16	2,27	1,51 $\pm$ 0,11	12,46	0,41
F45	66	10,12 $\pm$ 0,27	4,86	2,21 $\pm$ 0,19	21,79	0,17
F46	64	10,78 $\pm$ 0,28	5,05	2,25 $\pm$ 0,20	20,83	0,57
F47	62	11,13 $\pm$ 0,29	5,34	2,31 $\pm$ 0,21	20,77	0,46
F48	60	10,02 $\pm$ 0,33	6,58	2,57 $\pm$ 0,23	25,61	0,56
F49	42	11,81 $\pm$ 0,54	12,15	3,40 $\pm$ 0,38	29,52	0,50
F50	74	11,39 $\pm$ 0,33	7,97	2,82 $\pm$ 0,23	24,78	0,71
F51	70	10,44 $\pm$ 0,23	3,82	1,95 $\pm$ 0,17	18,71	0,32

TABLEAU VIIId (suite)

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
F52.....	42	10,64 $\pm$ 0,38	5,99	2,45 $\pm$ 0,27	23,00	0,22
F53.....	58	10,41 $\pm$ 0,47	12,69	3,56 $\pm$ 0,33	34,21	0,82
F54.....	74	10,53 $\pm$ 0,27	5,38	2,32 $\pm$ 0,19	22,03	0,47
F55.....	52	11,48 $\pm$ 0,30	4,75	2,18 $\pm$ 0,21	18,98	0,58
F56.....	94	11,39 $\pm$ 0,21	4,30	2,07 $\pm$ 0,15	18,20	0,16
F57.....	76	10,84 $\pm$ 0,27	5,45	2,33 $\pm$ 0,19	21,53	0,30
F58.....	74	10,87 $\pm$ 0,25	4,63	2,15 $\pm$ 0,18	19,81	-0,02
F59.....	92	11,30 $\pm$ 0,22	4,47	2,12 $\pm$ 0,16	18,71	0,34
F60.....	100	11,78 $\pm$ 0,20	4,03	2,01 $\pm$ 0,14	17,05	0,39

F $\bar{m}$ mini. : F48; $\bar{m}$ mini. : 10,02; % $\bar{m}$ mini. : 50; $\bar{m}$ 5 d.g. : 11,24; % $\bar{m}$ 5 d.g. : 44; σ^2 : 5,12; $\bar{V}$: 17,16; $\bar{\rho}$: 0,42; h^2 (-) 0,54; % stér. : 28; % 1 ov. : 13,97.

Lignée élevée en bouteilles après :

3 mois	100	11,61 $\pm$ 0,15	2,29	1,51 $\pm$ 0,11	13,00	0,35
3 ans.....	100	11,38 $\pm$ 0,16	2,68	1,64 $\pm$ 0,12	14,37	0,30

un seul ovaire ont commencé à apparaître; leur fréquence est toutefois restée faible (0,91 %).

Elevée en bouteilles après la F60, la lignée MCrA s'est maintenue pendant trois mois au niveau de la dernière génération de sélection. Après trois ans, malgré une légère diminution, cette lignée avait conservé un nombre d'ovarioles très élevé; pour ces deux dénombrements, les coefficients de variation et les coefficients de corrélation droite-gauche ont encore diminué.

Cette sélection montante n'a donc conduit qu'à un nombre d'ovarioles intermédiaire entre ceux des sélections montantes effectuées sur MST1 et sur MST2 mais son effet a été durable; de plus, les effets de consanguinité ont été amoindris et la variabilité s'est montrée très faible.

c) *Sélection descendante à partir de la F1 du croisement entre MST1 et MST2 : lignée DCrA (tableau VIIId, fig. 9).*

La réponse à la sélection descendante a été progressive et très efficace jusqu'à la F17. Lors des générations suivantes, la sélection s'est révélée moins intense. La moyenne minimale (10,02) a été obtenue à la F48, avec une diminution de 50 %. Ce résultat correspond à la plus faible moyenne qui ait été rencontrée dans toutes

nos expériences. La moyenne des cinq dernières générations (11,24) correspond encore à une diminution de 44 %. Par sa valeur élevée ((—) 0,54), l'héritabilité réalisée traduit bien la réduction importante du nombre d'ovarioles résultant de cette sélection. Cette lignée est remarquable par sa régularité, les générations successives présentant des moyennes très voisines. Si les valeurs de la variance sont parfois très faibles, comme en témoigne la moyenne (5,12), le coefficient de variation présente souvent des valeurs extrêmement élevées; sa moyenne est de 17,16. Cette différence, observée entre les valeurs des deux paramètres qui reflètent tous les deux la variabilité de la lignée, est due aux valeurs très faibles des moyennes. Le coefficient de corrélation droite-gauche a présenté d'assez fortes oscillations; à partir de la F29, ses valeurs ont été assez souvent non significatives; sa moyenne est de 0,42. La stérilité a été assez élevée puisque sur les 59 dénombrements effectués, trois seulement ont porté sur 100 ovaires et que la F16 n'a pu être dénombrée; le taux de stérilité a atteint 28 %. Les femelles à un seul ovaire ont été rencontrées très fréquemment, leur fréquence étant de 13,97 %. Un mutant affectant la couleur des yeux est apparu dans la lignée et s'est maintenu à une fréquence très élevée; à la F60, sur un total de 340 mouches, 270 avaient des yeux dont la couleur était semblable à Plum.

Contrairement à ce que nous avons constaté jusqu'ici, la lignée DCrA, élevée en bouteilles après la F60, a conservé pendant trois ans le faible niveau qu'elle avait atteint par la sélection, son coefficient de variation et son coefficient de corrélation droite-gauche ayant sensiblement diminués.

Les sélections montante et descendante effectuées à partir de la F1 du croisement MST1 $\times$ MST2 permettent de constater :

- 1° Une progression régulière dans les deux réponses aux sélections.
- 2° Un effet très prolongé de la sélection montante, puisque la moyenne maximale a été atteinte à la F60 et ne représente pas nécessairement la limite extrême du nombre d'ovarioles.
- 3° L'existence d'un plateau, lors de la sélection descendante à partir de la F48, génération correspondant au nombre le plus faible d'ovarioles.
- 4° Une symétrie des réponses aux sélections montante et descendante jusqu'à la F15, puis une asymétrie résultant de l'impossibilité d'obtenir des mouches à nombre d'ovarioles inférieur à dix environ.

La variabilité estimée par le coefficient de variation et les moyennes des coefficients de corrélation droite-gauche sont plus élevés dans la lignée descendante que dans la lignée montante.

La stérilité et le nombre de femelles à un seul ovaire ont été particulièrement importants lors de la sélection descendante.

Elevées en bouteilles après les 60 générations de sélection, les lignées MCrA et DCrA se sont maintenues durant au moins trois ans aux niveaux respectifs qu'elles avaient atteints.

B. — ÉTUDE DU DEUXIÈME CROISEMENT EFFECTUÉ ENTRE MST1 ET MST2.

1. — Sélections à partir de la F2 du deuxième croisement

a) Sélection montante : lignée MCrB (tableau VIIIa, fig. 10).

Le dénombrement qui correspond à la première génération issue du croisement MST1 $\times$ MST2 n'a pu être fait, mais à la F2, la moyenne du nombre d'ovarioles est assez voisine de la moyenne arithmétique des deux parents. La progression du nombre d'ovarioles a été assez rapide au cours de la sélection montante puisque la première génération sélectionnée avait déjà une valeur faiblement plus élevée que celle de Pl. La sélection ne s'est montrée vraiment efficace que jusqu'à la F29, les générations suivantes s'étant pratiquement maintenues, avec des fluctuations importantes, au niveau atteint à ce moment; la moyenne maximale (42,46) obtenue à la F31, correspond à une augmentation de 110 %, et la moyenne des cinq dernières générations (39,50) témoigne d'un gain de 95 %. La variance présente de très fortes oscillations, les valeurs augmentant parallèlement à celles du nombre d'ovarioles; sa moyenne est de 24,57. Le coefficient de variation atteint également des valeurs très élevées, autour d'une moyenne de 14,63.

Les valeurs du coefficient de corrélation droite-gauche sont très fortes, et on ne constate d'ailleurs qu'une seule donnée non significative; sa moyenne est de 0,52. Calculée sur les 31 premières générations, l'héritabilité a une valeur de 0,28. Il est curieux de constater que la stérilité se soit manifestée dès la F1. Faible au début, elle s'est avérée assez importante à partir de la F28, atteignant à la F31 un taux de 51 %; son taux moyen a été de 12,44 %.

TABLEAU VIIIa. Sélection montante à partir de la F2 du deuxième croisement MST1 $\times$ MST2 : lignée McrB

	N	m	σ^2	σ	V	$\bar{\rho}$
P1 (MST2)	48	21,48 $\pm$ 0,46	10,25	3,20 $\pm$ 0,33	14,90	0,41
P2 (MST1)	76	18,62 $\pm$ 0,25	4,95	2,22 $\pm$ 0,18	11,92	0,54
P (F2)	190	20,26 $\pm$ 0,19	6,98	2,64 $\pm$ 0,14	13,03	0,44
F1	94	21,77 $\pm$ 0,32	9,43	3,07 $\pm$ 0,22	14,11	0,52
F2	94	22,17 $\pm$ 0,32	9,69	3,11 $\pm$ 0,23	14,03	0,46
F3	84	22,56 $\pm$ 0,36	10,77	3,28 $\pm$ 0,25	14,54	0,48
F4	100	22,38 $\pm$ 0,26	6,66	2,58 $\pm$ 0,18	11,53	0,39
F5	94	23,96 $\pm$ 0,32	9,91	3,15 $\pm$ 0,23	13,15	0,33
F6	100	24,63 $\pm$ 0,36	12,91	3,59 $\pm$ 0,25	14,58	0,53
F7	100	25,59 $\pm$ 0,38	14,48	3,81 $\pm$ 0,27	14,87	0,55
F8	100	24,41 $\pm$ 0,34	11,84	3,44 $\pm$ 0,24	14,10	0,52
F9	100	25,03 $\pm$ 0,25	6,55	2,56 $\pm$ 0,18	10,22	0,18
F10	88	25,25 $\pm$ 0,33	9,50	3,08 $\pm$ 0,23	12,21	0,32
F11	88	26,15 $\pm$ 0,36	11,72	3,42 $\pm$ 0,26	13,09	0,54
F12	100	26,32 $\pm$ 0,33	10,96	3,31 $\pm$ 0,23	12,58	0,52
F13	100	27,05 $\pm$ 0,36	13,23	3,64 $\pm$ 0,26	13,46	0,42
F14	96	28,32 $\pm$ 0,37	12,72	3,57 $\pm$ 0,26	12,59	0,29
F15	90	30,22 $\pm$ 0,41	14,88	3,86 $\pm$ 0,20	12,77	0,57
F16	100	28,96 $\pm$ 0,34	11,86	3,44 $\pm$ 0,24	11,39	0,59
F17	100	30,70 $\pm$ 0,39	15,21	3,90 $\pm$ 0,28	12,70	0,40
F18	100	30,33 $\pm$ 0,48	23,01	4,80 $\pm$ 0,34	15,81	0,66
F19	100	29,15 $\pm$ 0,39	15,17	3,89 $\pm$ 0,28	13,36	0,61
F20	82	28,55 $\pm$ 0,59	28,39	5,33 $\pm$ 0,42	18,66	0,65
F21	100	32,00 $\pm$ 0,42	17,94	4,24 $\pm$ 0,30	13,24	0,59
F22	82	29,44 $\pm$ 0,53	22,69	4,76 $\pm$ 0,37	16,18	0,63
F23	100	32,46 $\pm$ 0,58	33,29	5,77 $\pm$ 0,41	17,78	0,52
F24	88	35,05 $\pm$ 0,62	33,54	5,79 $\pm$ 0,44	16,52	0,67
F25	100	34,05 $\pm$ 0,67	45,37	6,74 $\pm$ 0,48	19,78	0,67
F26	84	33,11 $\pm$ 0,63	33,29	5,77 $\pm$ 0,45	17,43	0,31
F27	94	39,57 $\pm$ 0,94	41,18	6,42 $\pm$ 0,66	16,22	0,72
F28	88	38,08 $\pm$ 0,68	41,06	6,41 $\pm$ 0,48	16,83	0,73
F29	62	42,19 $\pm$ 0,87	46,99	6,86 $\pm$ 0,62	16,25	0,66
F30	66	39,91 $\pm$ 0,92	55,42	7,44 $\pm$ 0,65	18,65	0,60
F31	46	42,46 $\pm$ 1,03	48,77	6,98 $\pm$ 0,73	16,45	0,35
F32	68	38,77 $\pm$ 0,72	35,12	5,93 $\pm$ 0,51	15,29	0,65
F33	92	40,45 $\pm$ 0,73	49,20	7,01 $\pm$ 0,52	17,34	0,54
F34	82	40,17 $\pm$ 0,62	31,43	5,61 $\pm$ 0,44	13,96	0,47
F35	70	38,19 $\pm$ 0,70	34,12	5,84 $\pm$ 0,49	15,30	0,51
F36	74	41,28 $\pm$ 0,66	32,31	5,68 $\pm$ 0,47	13,77	0,28
F37	74	38,62 $\pm$ 0,59	26,07	5,11 $\pm$ 0,42	13,22	0,64
F38	68	38,77 $\pm$ 0,65	28,89	5,38 $\pm$ 0,46	13,87	0,52
F39	86	41,56 $\pm$ 0,60	31,25	5,59 $\pm$ 0,43	13,45	0,40
F40	60	36,43 $\pm$ 0,75	33,55	5,79 $\pm$ 0,53	15,90	0,83
F41	96	42,14 $\pm$ 0,53	27,04	5,20 $\pm$ 0,38	12,34	0,51

Fm max. : F31; m max. : 42,46; % m max. : 110; m 5 d.g. : 39,50; % m 5 d.g. : 95; σ^2 : 24,57; $\bar{V}$: 14,63; $\bar{\rho}$: 0,52; h^2 : 0,28; $\circ$ stér. : 12,44; $\circ$ l ov. : 5,58.

Lignée élevée en bouteilles après :

9 mois	100	37,92 $\pm$ 0,63	38,75	6,23 $\pm$ 0,44	16,42	0,55
3 ans	100	34,86 $\pm$ 0,54	28,96	5,38 $\pm$ 0,38	15,39	0,51

Les femelles à un seul ovaire sont également apparues dès la F1, puis à presque toutes les générations; à la F2, 11 femelles sur 50 étaient de ce type : leur fréquence générale a été de 5,58 %.

Lorsque la lignée MCrB a été élevée en bouteilles, elle s'est pratiquement maintenue, malgré une très légère diminution, au niveau des cinq dernières générations de sélection.

La variabilité pour ces deux dénombrements a été plus élevée que pendant la sélection, le coefficient de corrélation droite-gauche conservant des valeurs élevées.

b) *Sélection descendante : lignée DCrB (tableau VIIIb, fig. 10).*

La réponse à la sélection descendante a été assez régulière. La moyenne minimale (12,98), obtenue à la F40, correspond à une diminution de 36 %; elle ne diffère pas de la moyenne des cinq dernières générations de sélection (35 %). Il semble donc que la lignée se soit stabilisée au niveau le plus bas qu'elle puisse atteindre.

La variance, avec une moyenne de 4,57, et le coefficient de corrélation droite-gauche (dont la moyenne n'est pas significative) ont des valeurs très faibles. La moyenne du coefficient de variation est de 13,94.

L'hérédité réalisée est de (—) 0,38 pour les 20 premières générations. La stérilité a été assez forte dès le début de l'expérience

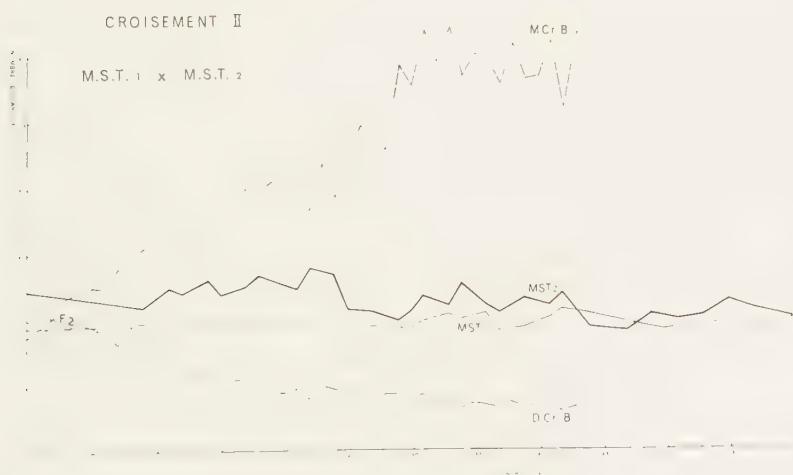


FIG. 10. Evolution des lignées montante MCrB, descendante DCrB et des populations témoins MST1 et MST2 pendant l'expérience de sélection à partir de la F2 d'un croisement entre MST1 et MST2.

TABLEAU VIIIb. Sélection descendante à partir de la F2 du deuxième croisement MST1 $\times$ MST2 : lignée DCrB

	N	m	σ^2	σ	V	ρ
P1.....	48	21,48 $\pm$ 0,46	10,25	3,20 $\pm$ 0,33	14,90	0,41
P2.....	76	18,62 $\pm$ 0,25	4,95	2,22 $\pm$ 0,18	11,92	0,54
P (F2).....	190	20,26 $\pm$ 0,19	6,98	2,64 $\pm$ 0,14	13,03	0,44
F1.....	96	19,47 $\pm$ 0,29	8,10	2,85 $\pm$ 0,21	14,64	0,21
F2.....	92	19,80 $\pm$ 0,27	6,90	2,63 $\pm$ 0,19	13,28	0,56
F3.....	78	19,54 $\pm$ 0,36	10,17	3,19 $\pm$ 0,26	16,33	0,54
F4.....	84	19,11 $\pm$ 0,26	5,53	2,35 $\pm$ 0,18	12,30	0,43
F5.....	78	18,18 $\pm$ 0,26	5,30	2,30 $\pm$ 0,18	12,65	0,25
F6.....	80	19,60 $\pm$ 0,26	5,57	2,36 $\pm$ 0,19	12,04	0,30
F7.....	74	17,77 $\pm$ 0,28	5,72	2,39 $\pm$ 0,20	13,46	0,56
F8.....	92	16,83 $\pm$ 0,23	4,26	2,22 $\pm$ 0,16	13,22	0,27
F9.....	88	15,75 $\pm$ 0,21	3,71	1,93 $\pm$ 0,14	12,23	0,24
F10.....	86	16,28 $\pm$ 0,22	4,06	2,02 $\pm$ 0,15	12,38	0,23
F11.....	98	16,11 $\pm$ 0,22	4,69	2,17 $\pm$ 0,15	13,44	0,24
F12.....	78	15,65 $\pm$ 0,28	6,20	2,49 $\pm$ 0,20	15,91	0,33
F13.....	82	15,63 $\pm$ 0,23	4,23	2,06 $\pm$ 0,16	13,16	0,26
F14.....	70	15,36 $\pm$ 0,32	7,09	2,66 $\pm$ 0,22	17,33	0,04
F15.....	64	15,53 $\pm$ 0,20	2,62	1,61 $\pm$ 0,14	10,42	0,18
F16.....	76	15,03 $\pm$ 0,25	4,85	2,20 $\pm$ 0,18	14,66	0,29
F17.....	90	14,52 $\pm$ 0,19	3,41	1,35 $\pm$ 0,14	12,71	0,29
F18.....	78	14,39 $\pm$ 0,23	3,96	1,99 $\pm$ 0,16	13,83	0,30
F19.....	98	14,70 $\pm$ 0,20	3,90	1,98 $\pm$ 0,14	13,43	0,18
F20.....	98	13,88 $\pm$ 0,27	6,96	2,64 $\pm$ 0,19	19,02	0,33
F21.....	64	14,98 $\pm$ 0,25	3,89	1,97 $\pm$ 0,17	13,16	-0,03
F22.....	80	14,65 $\pm$ 0,23	4,23	2,06 $\pm$ 0,16	14,03	0,05
F23.....	100	14,56 $\pm$ 0,16	2,47	1,57 $\pm$ 0,11	10,78	0,28
F24.....	88	14,52 $\pm$ 0,22	4,09	2,02 $\pm$ 0,15	13,92	0,22
F25.....	92	13,83 $\pm$ 0,20	3,73	1,93 $\pm$ 0,14	12,97	0,08
F26.....	78	14,28 $\pm$ 0,22	3,82	1,95 $\pm$ 0,16	13,68	0,37
F27.....	74	14,34 $\pm$ 0,22	3,68	1,92 $\pm$ 0,16	13,38	0,13
F28.....	82	14,02 $\pm$ 0,26	5,51	2,35 $\pm$ 0,18	16,74	0,16
F29.....	80	14,28 $\pm$ 0,21	3,57	1,89 $\pm$ 0,15	13,23	0,08
F30.....	84	13,13 $\pm$ 0,26	5,64	2,38 $\pm$ 0,18	18,09	0,20
F31.....	72	14,24 $\pm$ 0,26	5,01	2,24 $\pm$ 0,19	15,73	0,05
F32.....	72	13,24 $\pm$ 0,24	4,07	2,02 $\pm$ 0,17	15,24	0,23
F33.....	92	13,64 $\pm$ 0,23	5,01	2,24 $\pm$ 0,17	16,41	0,25
F34.....	84	13,49 $\pm$ 0,21	3,61	1,90 $\pm$ 0,15	14,09	0,48
F35.....	84	13,27 $\pm$ 0,21	3,82	1,95 $\pm$ 0,15	14,72	0,18
F36.....	90	13,66 $\pm$ 0,16	2,45	1,57 $\pm$ 0,12	11,46	0,29
F37.....	96	13,28 $\pm$ 0,17	2,68	1,64 $\pm$ 0,12	12,33	0,14
F38.....	88	13,43 $\pm$ 0,20	4,36	2,09 $\pm$ 0,14	15,55	0,07
F39.....	100	13,29 $\pm$ 0,18	3,23	1,80 $\pm$ 0,13	13,52	0,41
F40.....	90	12,98 $\pm$ 0,15	1,96	1,40 $\pm$ 0,10	10,77	0,11
F41.....	88	13,28 $\pm$ 0,20	3,66	1,91 $\pm$ 0,14	14,40	0,49

$\bar{m}$ mini. : F40; $\bar{m}$ mini. : 12,98; % $\bar{m}$ mini. : 36; $\bar{m}$ 5 d.g. : 13,25; % $\bar{m}$ 5 d.g. : 35; σ^2 : 4,57; $\bar{V}$: 13,94; $\bar{\rho}$: 0,26; h^2 : (-) 0,38; % stér. : 15,66; % 1 ov. : 9,38.

Lignée élevée en bouteilles après :

9 mois.....	100	13,10 $\pm$ 0,14	1,89	1,38 $\pm$ 0,10	10,50	0,15
3 ans.....	100	13,31 $\pm$ 0,15	2,13	1,46 $\pm$ 0,10	10,97	0,11

et, sur 41 dénombrements, deux seulement ont pu être effectués sur 100 ovaires; les femelles à un seul ovaire ont été rencontrées à presque toutes les générations; leur fréquence moyenne est de 9,38 %.

Après trois ans de conservation en bouteilles, la lignée DCrB est demeurée très stable, se maintenant au niveau qu'elle avait atteint par la sélection, sa variabilité ayant notablement diminué.

Ces deux expériences de sélection effectuées à partir du deuxième croisement ont conduit à une meilleure réponse à la sélection montante. L'augmentation du nombre d'ovarioles constatée dans cette dernière lignée est cependant très éloignée de celle qui avait été obtenue lors de la deuxième expérience de sélection montante sur MST2.

D'autre part, la stérilité a été beaucoup plus importante dans la lignée descendante DCrB que dans toutes les sélections efficaces montantes et descendantes effectuées sur MST1.

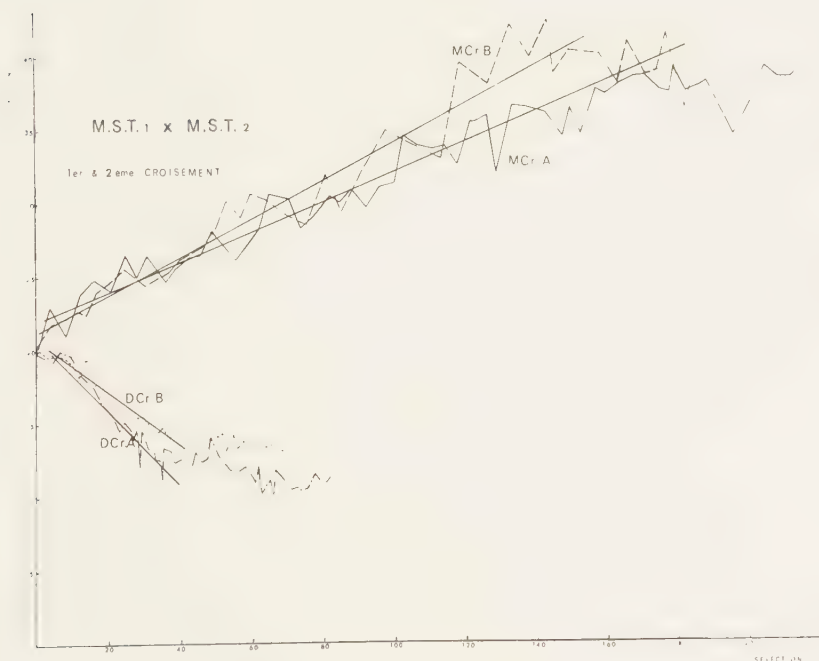


FIG. 11. Réponses à la sélection des lignées montantes MCrA et MCrB et descendantes DCrA et DCrB en fonction des intensités de sélection.

TABLEAU RÉCAPITULATIF I
Sélections montantes

	N.g.	$\bar{m}$ maximale	% augm.	$\bar{m}$ 5 d.g.	% augm.	$\bar{\sigma}^2$	$\bar{V}$	$\bar{p}$	h^2	% stér.	% 1 ov.	Dernier dénombrement après : $\bar{m}$
M1A.....	35	30,91 : F23	62	28,00	47	12,57	13,09	0,40	0,32	0,94	0	8 ans
M1A'.....	12	21,48 : F12	6,5	20,63	2,3	8,67	14,05	0,44	0	16	10,16	26,28
M1B.....	35	29,27 : F30	45	27,42	36	12,51	14,12	0,49	0,30	3	4,15	4 ans
M2A.....	35	39,78 : F27	66	38,39	61	20,69	13,76	0,46	0,34	13,05	5,69	8 ans
M2B.....	35	53,05 : F30	127	48,61	108	23,35	12,84	0,51	0,36	3,16 ^a	2,24	4 ans
MCrA.....	60	39,64 : F60	99	38,60	94	12,78	11,07	0,39	0,20	5,43 ^b	0,91	3 ans
MCrB.....	41	42,46 : F31	110	39,50	95	24,57	14,63	0,52	0,28	12,44	5,58	3 ans

Sélections descendantes

D1A.....	35	16,13 : F25	16	16,72	12	4,51	11,49	0,31	(-) 0,10	10,52	5,97	8 ans
D1A'.....	12	16,85 : F8	16	17,78	12	5,64	13,20	0,45	0	20,83	14,10	21,45
D1B.....	35	10,73 : F35	47	11,99	40	5,71	16,97	0,41	(-) 0,32	12,29	7,31	4 ans
D2A.....	35	17,50 : F30	27	18,69	22	12,56	16,75	0,45	(-) 0,12	33,18	14,29	8 ans
D2B.....	35	13,44 : F28	43	16,90	28	11,66	19,32	0,47	(-) 0,32	25,26	17,16	4 ans
DCrA.....	60	10,02 : F48	50	11,24	44	5,12	17,16	0,42	(-) 0,54	28,00	13,97	3 ans
DCrB.....	41	12,98 : F40	36	13,25	35	4,57	13,94	0,26	(-) 0,38	15,65	9,38	3 ans

^a A partir de la F5.^b A partir de la F14.

TABLEAU RÉCAPITULATIF II
Lignées issues des sélections

Dernière génération			σ^2	V	ρ	Stérilité	% I ov.	Dernier dénombrement après :	
D1S.....	F34	19,88	+15 %	5,16	0,32	10 dén. + 18 %	6,82	8 ans	24,78
D2S.....	F34	20,50	+11 %	8,70	0,33	9 dén. + 40,80 %	18,68	12 mois	22,10
M1D.....	F35	18,66	-37 %	11,80	0,44	17 % ^a	18,03 ^b	8 ans	20,78
M2D.....	F35	25,70	24 %	22,72	0,51	14,15 %	7,15	8 ans	25,93
M1S.....	F34	18,51	-37 %	22,84	0,53	9 dén. + 23,20 %	4,48	8 ans	22,50
M2S.....	F34	41,12	+21 %	45,97	0,42	7 dén. + 34 %	12,17	8 ans	21,61

^a A partir de la F29.

^b A partir de la F32.

COMPARAISON DES EXPÉRIENCES DE SÉLECTION EFFECTUÉES A PARTIR DES CROISEMENTS MST1 ET MST2 (fig. 11)

Les réponses aux sélections, aussi bien montante que descendante, ont été beaucoup plus régulières dans le premier croisement que dans le second. On peut estimer que si la sélection montante du premier croisement avait été continuée bien au-delà de la F60, le nombre d'ovarioles aurait fini par égaler celui qui a été obtenu lors du deuxième croisement.

Pour les sélections descendantes, il semble probable que le niveau atteint lors du premier croisement corresponde réellement au minimum compatible avec la pérennité de la population.

Contrairement à ce que l'on pouvait espérer, une stérilité non négligeable a continué de sévir et aucun effet d'hétérosis n'a pu être décelé dans les réponses aux sélections montantes; les sélections descendantes ont été toutefois particulièrement efficaces.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

C'est à partir de trois souches japonaises de *D. melanogaster*, provenant de Myazu, Sapporo, Tottovi, présentant chacune un faible nombre d'ovarioles, que deux populations expérimentales ont été constituées et élevées en « Démomètres ».

Des essais de sélections montantes et descendantes ont été effectués à partir de ces deux populations; les expériences sur la première population, MST1, élevée sur un milieu riche réduisant au maximum les effets de la concurrence larvaire, ont fait l'objet d'un travail antérieur (DE SCHEEMAEKER-LOUIS, 1970).

La seconde population, MST2, issue de la première, a subi au contraire une forte concurrence pour l'aliment, entraînant une forme de sélection naturelle, voisine de celle à laquelle sont soumises les drosophiles dans la nature. Cette sélection naturelle, semblant favoriser les mouches possédant un nombre d'ovarioles supérieur à la moyenne initiale, pourrait expliquer les différences observées dès les premières générations entre ces deux populations.

Les réponses aux premières sélections portant sur MST1 et MST2 ont établi que la sélection montante était plus efficace sur MST2 (39,78, nombre d'ovarioles maximum) que sur MST1 (nombre maximum : 30,91), alors que la sélection descendante

conduisait au contraire à des nombres d'ovarioles plus faibles pour MST1 (16,13) que pour MST2 (17,50). Des observations complémentaires, portant sur les lignées montantes et descendantes suivies sans sélection à partir de la 21^e génération des expériences précédentes et sur une inversion de la sélection ascendante, établissent que les lignées issues de MST1 tendent à se rapprocher du niveau de la population correspondante, alors que les lignées issues de MST2 restent au contraire écartées de la moyenne de la population témoin.

Malgré leur apparente stabilité, leurs moyennes et leurs coefficients de variation paraissant constants, les deux populations MST1 et MST2 ont continué à diverger au cours des générations, comme on pouvait logiquement le pressentir en raison des conditions différentes auxquelles elles étaient soumises. On peut estimer toutefois, sans preuve décisive, que, pour MST1, l'absence de sélection naturelle a permis, conformément au schéma du polymorphisme balancé de MATHER (1952), la fixation d'un nombre sensiblement égal d'allèles exerçant un effet majorant ou minorant sur le nombre d'ovarioles. Cette interprétation expliquerait la symétrie des réponses aux sélections montante et descendante observées dans la troisième expérience portant sur MST1 et qui s'oppose à l'asymétrie rencontrée lors de la première tentative de sélection effectuée sur cette population.

Au contraire, sous l'effet de la sélection naturelle, le nombre relatif d'allèles majorants a dû progressivement augmenter dans la population MST2, ce qui expliquerait l'augmentation considérable de la moyenne du nombre d'ovarioles (53,05) obtenue dans la deuxième expérience de sélection montante faite sur cette population.

Il est extrêmement curieux de constater que, dès l'origine, MST2 a présenté une variabilité supérieure à celle de MST1 : on pouvait en effet supposer qu'une absence de concurrence devait entraîner une variabilité très importante. En fait, la variabilité de MST2 est presque toujours restée supérieure à celle de MST1 et s'est toujours révélée particulièrement importante lors des sélections descendantes.

Dans l'espoir d'aboutir à des nombres d'ovarioles encore plus extrêmes que ceux auxquels avaient conduit les expériences précédentes (53,05 et 10,73), de nouvelles sélections ont été pratiquées sur les F1 et F2 des croisements entre les populations MST1

et MST2. Aucun effet d'hétérosis n'a été observé dans les sélections montantes, mais l'une des sélections descendantes a conduit au nombre d'ovarioles le plus faible qui ait été enregistré (10,02). Il convient en outre de signaler que, dans ce cas, les lignées montantes et descendantes se sont maintenues pendant trois ans au niveau qu'elles avaient atteint après 41 ou 60 générations de sélection.

Les croisements effectués entre les lignées montantes et descendantes de chacune des populations MST1 et MST2 et entre la lignée montante de MST2 et la lignée descendante de MST1 ont permis :

- 1^o D'évaluer de façon approximative à 12 le nombre de gènes conditionnant le caractère nombre d'ovarioles.
- 2^o D'établir que les moyennes des F1 étaient significativement inférieures à la moyenne parentale théorique, ce qui permettait de supposer qu'un effet d'épistasie jouait en faveur des faibles nombres d'ovarioles. Des croisements complémentaires ont révélé, en fait, que les moyennes arithmétiques des F1 tendaient régulièrement vers un nombre moyen (de l'ordre de 20), cette régulation évoquant un phénomène d'homéostasie génétique.

Cette homéostasie pourrait éventuellement expliquer, pour MST1, sa tendance à manifester, au départ, un léger accroissement du nombre d'ovarioles, sa stabilité ultérieure et sa faible variabilité; elle fournit, en outre, une explication plausible de l'échec d'un deuxième essai de sélection entrepris sur cette population. Une hypothèse homéostatique permet également d'interpréter le retour vers un niveau moyen de la population MST2 et de toutes les autres populations élevées en démomètres. La concurrence que subissent les populations élevées en démomètres ne peut suffire à expliquer le retour vers un nombre moyen d'ovarioles, puisque les populations maintenues sans aucune concurrence pour l'aliment parviennent en un temps plus ou moins long au même résultat.

Les populations soumises à une concurrence larvaire présenteraient donc, par l'effet de la sélection naturelle, une tendance à l'augmentation de leur nombre d'ovarioles, mais celle-ci serait secondairement contrebalancée par un système de régulation homéostatique, entraînant la stabilisation à un nombre moyen correspondant à un état d'équilibre.

Bien que les techniques de sélection employées aient été choisies de manière à minimiser les effets de consanguinité, une stérilité plus ou moins importante, corrélative de l'apparition de mouches

à un seul ovaire, a, le plus souvent, perturbé nos tentatives de sélection, au point que, dans certains cas, nos expériences ont dû être prématurément arrêtées. Même les croisements effectués entre lignées ou populations isolées depuis longtemps n'ont pas réussi à la faire disparaître.

Il est intéressant de signaler qu'une comparaison entre les héritabilités réalisées (h^2), estimées en fonction de l'intensité des réponses à la sélection, conformément aux prévisions théoriques, et les moyennes des coefficients de corrélation droite-gauche (ρ) (pourtant évalués sur les seules femelles) montre que ρ est toujours supérieur à h^2 .

Il convient enfin de remarquer que les héritabilités réalisées reflètent parfois assez mal les augmentations ou diminutions du nombre d'ovarioles entraînées par les sélections, en raison des nombres de générations assez divers à partir desquelles elles ont pu être estimées lors des expériences successives.

Les réponses aux expériences de sélection touchant le nombre d'ovarioles, qui ont généralement conduit à des valeurs extrêmes en une trentaine de générations, ont largement dépassé les limites maximales et minimales déjà signalées; leurs résultats, portant sur plus de mille dénombrements effectués sur 50 000 femelles et qui correspondent au comptage d'environ 2 500 000 ovarioles, semblent, malgré les nombreuses incertitudes qui subsistent encore, pouvoir être interprétés de façon cohérente.

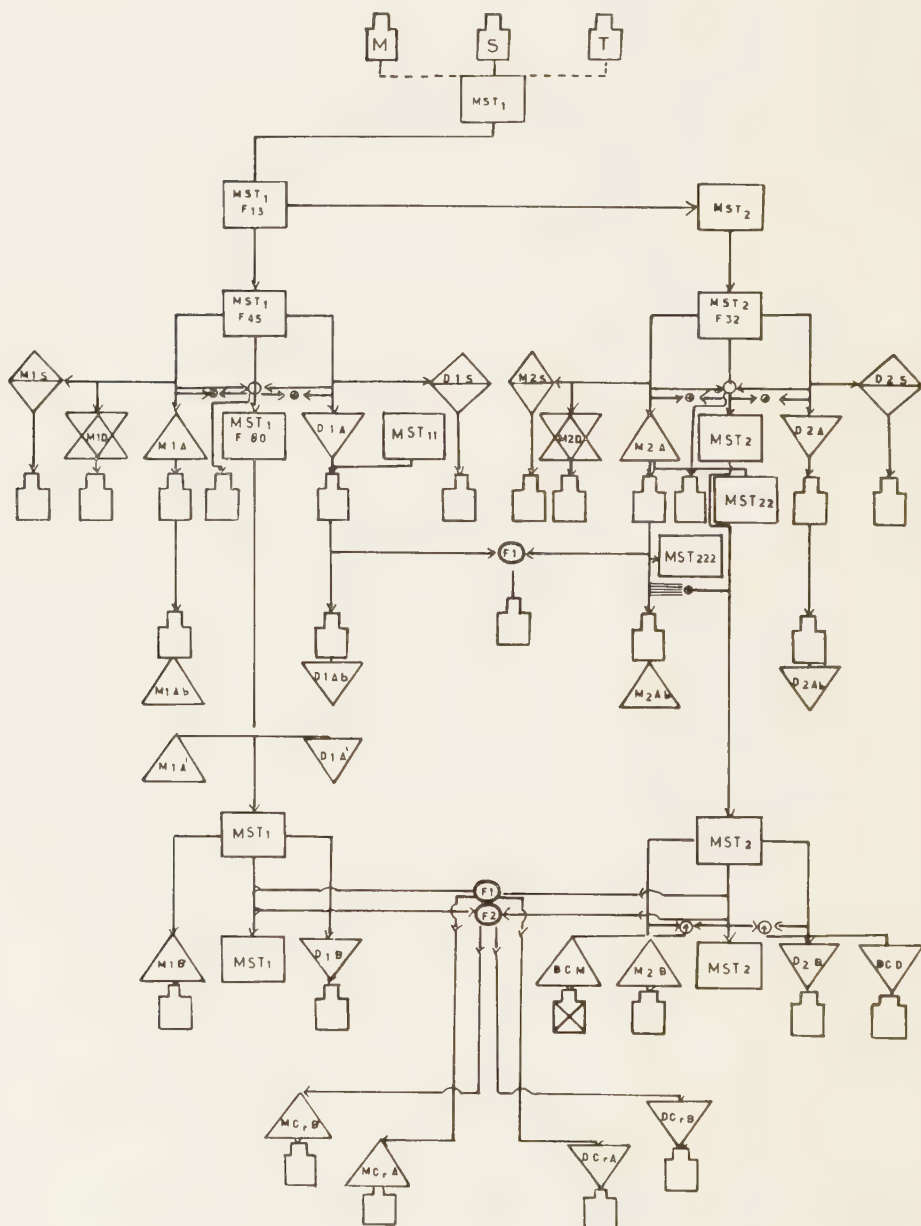
Ils mettent en évidence l'influence des conditions de milieu (concurrence pour l'aliment) sur l'évolution de la structure génétique des populations et confirment que les sélections entraînent toujours une baisse de la fertilité, une stérilité importante et l'apparition de mutations délétères diminuant la vigueur des animaux.

Ils semblent montrer enfin, que le fait de soumettre une population à une carence favorisant le jeu de la sélection naturelle, entraîne, pour certains caractères quantitatifs, la fixation d'allèles susceptibles d'accroître l'efficacité ultérieure d'une sélection artificielle.

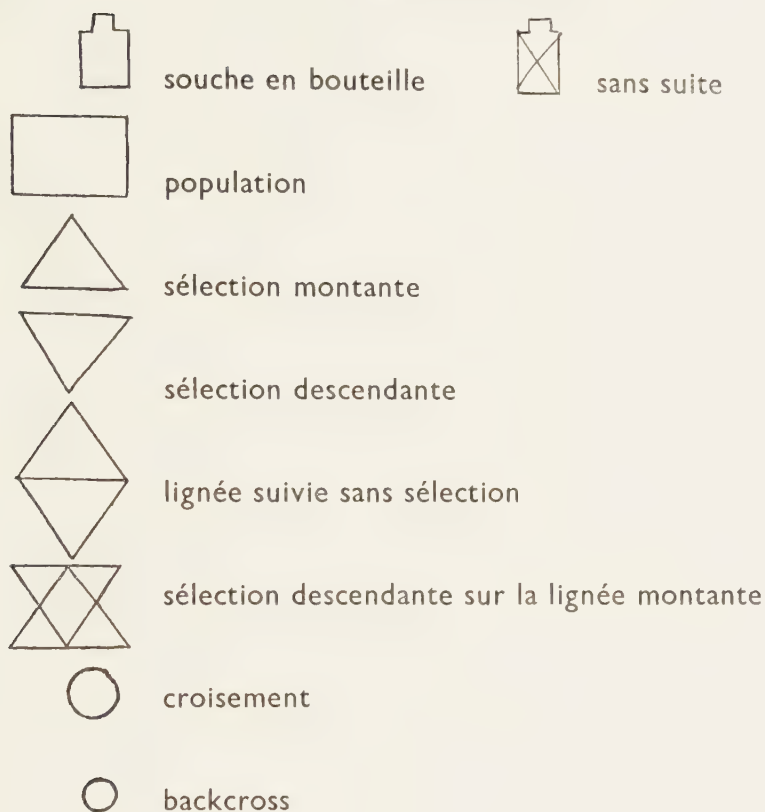
CONCLUSIONS

Response to the first selection bearing on MST1 and MST2 suggests that high selection was more effective on MST2 (maximum

PLAN GENERAL DES EXPERIENCES



LÉGENDE DES SIGLES UTILISÉS



Symboles : M Myazu
 S Sapporo
 T Tottovi

Les autres symboles sont expliqués dans le texte.

ovariole number : 39,78) than on MST1 (maximum number 30,91) whereas low selection on the contrary led to ovariole number smaller in MST1 (16,13) than in MST2 (17,50). Complementary observations on high and low lines, followed without selection, from the 21st generation onward in the previous experiments and

on reversing high selection provided further evidence that lines derived from MST1 were approaching the level of the corresponding population, whereas lines derived from MST2 diverged from the mean value of the control population.

In spite of their apparent stability, their mean values and their variation coefficient seeming constant, the two populations MST1 and MST2 continued to diverge in the course of time, as was logic to foresee owing to their very different conditions of breeding. However it may be thought, without any decisive proof, that for MST1, absence of natural selection in accordance with MATHER'S (1952) diagram for balanced polymorphism, allowed the fixation of an equal number of alleles + and -. This interpretation may help to explain the symmetry of the response in high and low selections observed in the third experiment on MST1 and which is in opposition to the asymmetry found in the first attempt of selection done with this same population.

On the contrary, under the effect of natural selection, the relative number of majoring alleles has progressively increased in MST2 which may account for the considerable increase of the mean value of ovariole number (53,05) obtained in the second experiment of high selection made with this population.

It is very interesting to note that from the beginning MST2 has shown a higher variability than MST1. It could be supposed that the absence of competition may introduce an important variability. In fact the variability of MST2 was in nearly all cases higher than that of MST1 especially in low selections.

In order to obtain ovariole numbers still more extreme than those found in the previous experiments (53,05 and 10,73), new selection tests were made on F1 and F2 with crosses between MST1 and MST2. No heterosis effect was observed in high selection but in one test of low selection, we found the lowest ovariole number ever registered (10,02). At this point we must mention that high and low lines maintained themselves during three years at the stationary level which was attained after 41 or 60 generations of selection.

Crosses between high and low lines from each population (MST1 and MST2) and also between high line of MST2 and low line of MST1 demonstrated that :

- 1° The number of genes conditioning the ovariole number character is approximately 12.

- 2° The mean values of F1 were significantly lower than the theoretical parental mean value; this may suggest that an epistasis effect favours the small ovariole number. In fact, further crosses have shown that the arithmetic mean values of F1 regularly led to a medium ovariole number (around 20).

This regulation suggests a case of genetic homeostasis. In MST1, this homeostasis may eventually account for the tendency of this population to show, at the beginning, a small increase in ovariole number, its subsequent stability and its small variability. Furthermore it provides a plausible explanation for our failure when trying to make a second selection test with this population. The homeostasis hypothesis may also account for the reversion to a medium level of MST2 and of all other populations reared in « demo-mètres ». The competition to which populations reared in « demo-mètres » are submitted is not sufficient to explain the reversion towards a medium ovariole number, since populations reared without any competition for food reach the same medium level in a more or less distant future.

Populations submitted to larval competition have, under the effect of natural selection, a tendency to increase their ovariole number, but on the other hand, this increase is counterbalanced by an homeostasis regulation system, resulting in stabilization to a medium number and corresponding to an equilibrium state.

Although the techniques used were chosen in order to minimize the effects of consanguinity, a more or less important sterility, correlative to the appearance of flies with one ovary, has often perturbed our selection tests. In some cases we had to stop the experiments altogether. It did not disappear, even in crosses made between lines or populations isolated long before.

It is interesting to note that when comparing the heritabilities realised (h^2), estimated in relation to the response to selection, and the average of coefficients of correlation right-left (ρ) (calculated for females only), ρ is always superior to h^2 .

We must mention, too, that the heritabilities realised sometimes reflect badly the increases or the decreases of ovariole number subsequent to selection owing to the fact that the successive tests were not started at the same generation number.

Response to selection experiments concerning ovariole number, which have generally led to extreme values within 30 generations, have gone far beyond the maximum and minimum limits already

mentioned. These estimates were the result of more than a thousand countings carried out on 50,000 females which make a total count of 2,500,000 ovarioles and in spite of the many incertainties still remaining, they can be interpreted in a coherent way.

They show an influence of the environment (competition for food) on the evolution of the populations genetic structure and confirm the fact that selection leads to a lower fertility, an important sterility and the appearance of deleterious mutations which decrease the animal's vigour.

They seem to show, too, that submitting a population to a deficiency which favours the effect of natural selection, leads, for certain quantitative characters, to the fixation of alleles which may increase the final efficiency of artificial selection.

SUMMARY

The two populations used in the present work derived from three Japanese strains of *Drosophila melanogaster* called Myazu, Sapporo, Tottovi according to their district origin. They were reared in «Démomètres» and all three have a low ovariole number.

With these two populations, tests of high and low selection were made. In a previous publication (DE SCHEEMAER-LOUIS, 1970), experiments were described on the first population (MST1) reared on a rich medium which reduced the effect of larval competition to maximum.

The second population MST2, derived from the first, was on the contrary, reared in severe competition for food, this involving a sort of natural selection very near to that found in nature for *Drosophila*. This natural selection seems to favour the flies with an ovariole number higher than the initial average number, this may account for the differences observed from the earlier stages of selection in the two populations.

For MST1, it may be thought, without any decisive proof, that absence of natural selection, in accordance with MATHER's (1952) diagram for balanced polymorphism, allowed the fixation of an equal number of alleles $+$ and $-$. This interpretation may help to explain the symmetry of the response in high and low selections observed in the third experiment on MST1 and which is in opposition to the asymmetry found in the first attempt of selection done with this same population.

On the contrary, for MST2, under the effect of natural selection, the relative number of majoring alleles has progressively increased which may account for the considerable increase of the mean value of ovariole number obtained in the second experiment of high selection made with this population.

Furthermore, complementary experiments have laid that the character "ovariole number" leads to a regulation looking like a genetic homeostasis case.

BIBLIOGRAPHIE

1^o Travaux de l'auteur relatifs au même sujet :

DE SCHEEMAER-LOUIS, M. — Variation génétique estimée d'après la réponse du nombre d'ovarioles à la sélection, dans deux populations expérimentales de *Drosophila melanogaster*. *Arch. Biol. (Liège)*, **81** : 495-557 (1970).

2^o Travaux cités :

BÉNATAR, F. — *D.E.S. Fac. Sci. Paris* (1955) (non publié).

BEGOUD, C. — *D.E.S. Fac. Sci. Paris* (1960) (non publié).

FALCONER, D. S. — *Quantitative genetics*. Oliver and Boyd, Edinburgh and London (1960).

FREYET, M. J. — *D.E.S. Fac. Sci. Paris* (1959) (non publié).

L'HÉRITIER, Ph. et G. TEISSIER. — *C. R. Ac. Sci. Paris*, **197** : 1765 (1933).

MATHER, K. — The balance of genetic combinations. *J. Genet.*, **47** : 309-339. (1952).

THOMAS-ORILLARD, M. — *C. R. Ac. Sci. Paris*, **263** : 72-74 (1961).

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

INFLUENCE DES CONDITIONS D'ÉLEVAGES SUR LES CARACTÉRISTIQUES BIOMÉTRIQUES DE *DROSOPHILA MELANOGASTER* M.

Vu et approuvé

Paris, le 9 juillet 1969.

Le Doyen de la Faculté des Sciences
de Paris

Marc ZAMANSKY

Vu
et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris

Jean ROCHE

